



FACULTÉ DES SCIENCES

---

# Systèmes dynamiques

LE MODÈLE DE ROSENZWEIG-MACARTHUR ET LE PROBLÈME ATTO-FOX

---

TRAVAIL DE MASTER

*Auteur :*  
José PAZ

*Superviseur :*  
prof. Michel BENAÏM

Août 2019

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>2</b>
1.1	Outils fondamentaux . . . . .	2
1.2	Outils pour l'analyse locale des points d'équilibre . . . . .	4
1.3	Le portrait de phase . . . . .	5
<b>2</b>	<b>Le modèle de Rosenzweig-MacArthur</b>	<b>6</b>
2.1	La compacité des trajectoires . . . . .	6
2.2	Conséquence du théorème de Bendixson-Poincaré . . . . .	9
2.3	Analyse des points d'équilibre . . . . .	9
2.4	Les ensembles oméga-limites . . . . .	12
<b>3</b>	<b>Le problème atto-fox</b>	<b>21</b>
3.1	La persistance . . . . .	21
<b>4</b>	<b>L'extinction instantanée</b>	<b>27</b>
4.1	Le seuil d'extinction . . . . .	27
4.2	Le domaine de persistance . . . . .	28
4.3	Le bruit démographique . . . . .	31
<b>5</b>	<b>Analyse des trajectoires</b>	<b>33</b>
5.1	Schématisation des trajectoires et simulations . . . . .	33
5.2	Sensibilité des trajectoires . . . . .	37
5.3	Le taux de mortalité cosinusoidal . . . . .	41
<b>6</b>	<b>La persistance forcée</b>	<b>44</b>
6.1	L'immigration . . . . .	44
6.2	La relation "Entrée-Sortie" . . . . .	45
6.3	L'effet refuge . . . . .	47
<b>7</b>	<b>Conclusion</b>	<b>52</b>
<b>8</b>	<b>Bibliographie</b>	<b>53</b>
<b>9</b>	<b>Annexe</b>	<b>54</b>
9.1	Le processus de naissance et de mort . . . . .	54
9.2	Un estimateur de la valeur minimale atteinte par $x$ . . . . .	56

# 1 Introduction

<< En 1986, les mathématiciens J.D. Murray, E.A. Stanley et D.L. Brown publient un article dans lequel ils proposent un modèle de propagation de la rage chez les renards en Grande Bretagne. Une des densités du modèle peut prendre des valeurs extrêmement faibles, mais ne peut théoriquement pas s'annuler et, éventuellement, croître à nouveau. Ce phénomène a vivement été critiqué par le mathématicien D. Mollison. Selon lui, l'insuffisance de la modélisation continue déterministe peut empêcher une densité d'atteindre la valeur nulle, ce qui peut poser des problèmes d'interprétations. En effet, la variable continue devient si petite, qu'elle ne peut plus représenter un nombre suffisant d'individus. >><sup>1</sup>

Le modèle de Rosenzweig-MacArthur (le modèle RMA en abrégé), introduit en 1963, n'échappe pas à ce phénomène. En effet, comme dans le modèle des renards cité ci-haut, une des densités peut prendre des valeurs extrêmement faibles, puis croître à nouveau. Notons qu'une telle situation sera désignée via l'expression *problème atto-fox* (expression introduite par D. Mollison), et que c'est en lisant *La relation ressource-consommateur* de C. Lobry que l'idée m'est venue de focaliser mes recherches sur ce phénomène. D'où le but de cette étude :

- introduire le *problème atto-fox* via le modèle RMA,
- et quelques concepts utiles à la palliation de ce phénomène.

Afin de traiter le sujet, un plan de recherche a été établi. Il consiste en la lecture d'articles trouvés sur internet. En voici deux qui m'ont particulièrement inspiré :

- *La modélisation de la persistance en écologie* de C. Lobry et T. Sari,
- *Effect of population size in a predator-prey model* de F. Campillo et C. Lobry.

En ce qui concerne le contenu de la thèse, des outils de la théorie des systèmes dynamiques seront présentés, puis une analyse détaillée du modèle RMA sera faite. Cette fine analyse servira aussi bien à introduire la théorie des systèmes dynamiques, que pour avoir un modèle de référence maîtrisé sur lequel s'appuyer durant l'étude. En effet, notons que c'est exclusivement avec le modèle RMA que nous allons travailler. Ce choix d'exclusivité provient du fait que << ce modèle se prête particulièrement bien à l'étude du *problème atto-fox* >><sup>2</sup>. Le modèle RMA sera donc le support de notre étude, l'objet avec lequel des expérimentations seront faites. A propos du *problème atto-fox*, il sera présenté au chapitre 3. Les concepts seront quant à eux introduits selon deux points de vue différents dans les chapitres 4 et 6. En ce qui concerne le chapitre 5, des comportements surprenants seront mis en évidence. Enfin, la conclusion viendra boucler l'étude au chapitre 7. Notons également que, durant l'étude, des simulations et schémas seront présentés afin de soutenir et illustrer les différents propos.

## 1.1 Outils fondamentaux

Soit  $n \in \mathbb{N}^*$ . Considérons  $F : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$  une application, où  $\Omega$  est un ouvert de  $\mathbb{R}^n$ .

**Définition 1.1.1.** On appelle *équation différentielle ordinaire associée à F* l'équation :

$$\frac{d\xi}{dt}(t) = F(\xi(t)),$$

où  $\xi$  est une fonction inconnue à valeurs dans  $\Omega$  de variable réelle  $t$ .

Notons qu'une telle équation est souvent définie via l'appellation : *modèle*.

---

1. source : [4], p. 115-116

2. se référer à la source [2] pour plus d'informations

**Définition 1.1.2.** On appelle problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $\xi_0 \in \Omega$  le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt}(t) &= F(\xi(t)), \\ \xi(0) &= \xi_0. \end{cases}$$

**Définition 1.1.3.** On appelle solution du problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $\xi_0 \in \Omega$  une fonction  $\xi : ]-\alpha, \beta[ \rightarrow \Omega$  différentiable satisfaisant :

- $\forall t \in ]-\alpha, \beta[ , \frac{d\xi}{dt}(t) = F(\xi(t)),$
- $\xi(0) = \xi_0,$

où  $\alpha, \beta > 0$ .

Si  $]-\alpha, \beta[ \not\subseteq \mathbb{R}$ ,  $\xi$  est dite locale.

Si  $]-\alpha, \beta[ = \mathbb{R}$ ,  $\xi$  est dite globale.

$\xi$  est dite unique, si pour toute autre solution  $\varphi$  définie sur  $] -a, b[$ , on a :

$$\forall t \in ] -a, b[ \cap ]-\alpha, \beta[ , \varphi(t) = \xi(t).$$

$\xi$  est dite maximale, si pour toute autre solution  $\varphi$  définie sur  $] -a, b[$  satisfaisant :  $\forall t \in ] -a, b[ \cap ]-\alpha, \beta[ , \varphi(t) = \xi(t)$ , on a :

$$] -a, b[ \subseteq ]-\alpha, \beta[.$$

**Proposition 1.1.4.** Si  $\xi$  est unique et globale, alors  $\xi$  est maximale.

**Théorème 1.1.5** (Théorème de Cauchy-Lipschitz). On suppose  $F$  localement lipschitzienne. Alors le problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $\xi_0 \in \Omega$  admet une unique solution maximale  $\xi : ]-\alpha, \beta[ \rightarrow \Omega$ .

De plus, si  $\beta < +\infty$ , alors :  $\limsup_{t \rightarrow \beta} \|\xi(t)\| = +\infty$ .

**Proposition 1.1.6.** Si  $F$  est de classe  $C^1$ , alors  $F$  est localement lipschitzienne.

Supposons que le problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $\xi_0 \in \Omega$  possède une unique solution maximale  $\xi : ]-\alpha, +\infty[ \rightarrow \Omega$ .

**Définition 1.1.7.** On appelle trajectoire issue de  $\xi_0$  l'ensemble :

$$\gamma(\xi_0) = \{\xi(t) : t \in \mathbb{R}_+\}.$$

**Remarque 1.1.8.** Notons que deux solutions uniques et maximales sont égales, ce qui implique l'unicité de la trajectoire associée.

**Définition 1.1.9.** On appelle ensemble oméga-limite de  $\xi_0$  l'ensemble :

$$\omega(\xi_0) = \left\{ \lim_{n \rightarrow +\infty} \xi(t_n) : \exists (t_n)_{n \in \mathbb{N}} \subseteq \mathbb{R}_+ \text{ tel que } \lim_{n \rightarrow +\infty} t_n = +\infty \right\}.$$

**Remarque 1.1.10.** L'ensemble oméga-limite caractérise le comportement asymptotique d'une trajectoire.

On dit que : " $\gamma(\xi_0)$  tend (ou converge) vers  $\omega(\xi_0)$ ".

Supposons :  $n = 2$ , et notons :  $F = (F_1, F_2)$ .

**Définition 1.1.11.** On appelle *isocline des  $x$*  l'ensemble  $\{(x, y) \in \Omega : F_1(x, y) = 0\}$ , et *isocline des  $y$*  l'ensemble  $\{(x, y) \in \Omega : F_2(x, y) = 0\}$ .

**Définition 1.1.12.** On dit que  $\xi^* \in \Omega$  est un point d'équilibre de  $F$ , si  $F(\xi^*) = 0$ .

**Proposition 1.1.13.** L'ensemble des points d'équilibre est constitué de l'intersection de l'isocline des  $x$  avec celle des  $y$ .

**Définition 1.1.14.** On dit que  $\omega(\xi_0)$  est un cycle-limite, si le modèle associé possède une solution  $\varphi$  définie sur  $] -a, b[$  satisfaisant :

- $\exists t^* \in ] -a, b[$  tel que  $(t^* \neq 0 \text{ et } \varphi(t^*) = \varphi(0))$ ,
- $\text{Im}(\varphi) = \omega(\xi_0)$ .

**Théorème 1.1.15** (Théorème de Bendixson-Dulac<sup>3</sup>). Supposons qu'il existe  $\varphi : U \rightarrow U$  de classe  $C^1$ , où  $U$  est un ouvert contenu dans  $\Omega$ .

Si :

$$\forall (x, y) \in U, \frac{\partial (\varphi F_1)}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial (\varphi F_2)}{\partial y}(x, y)$$

possède le même signe ( $\neq 0$ ), alors  $U$  ne contient pas de cycle-limites.

**Théorème 1.1.16** (Théorème de Bendixson-Poincaré<sup>4</sup>). Supposons qu'il existe  $K \subseteq \Omega$  un compact tel que  $\gamma(\xi_0) \subseteq K$ .

Alors :  $\omega(\xi_0)$  est constitué soit d'un point d'équilibre contenu dans  $K$ , soit d'un cycle-limite contenu dans  $K$ .

## 1.2 Outils pour l'analyse locale des points d'équilibre

Considérons  $\xi^*$  un point d'équilibre de  $F$ .

**Définition 1.2.1.**  $\xi^*$  est dit :

- localement asymptotiquement stable, s'il existe un voisinage  $V$  de  $\xi^*$  tel que toutes les trajectoires issues de  $V$  convergent vers  $\{\xi^*\}$ ,
- localement asymptotiquement instable, si pour tout voisinage  $V$  de  $\xi^*$ , il existe une trajectoire issue de  $V$  qui ne converge pas vers  $\{\xi^*\}$ .

**Définition 1.2.2.** On appelle Jacobienne du modèle associé à  $F$ , la matrice suivante :

$$J_{(x,y)} = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x}(x, y) & \frac{\partial F_1}{\partial y}(x, y) \\ \frac{\partial F_2}{\partial x}(x, y) & \frac{\partial F_2}{\partial y}(x, y) \end{pmatrix}.$$

**Définition 1.2.3.**  $\xi^*$  est appelé :

- noeud stable, si les valeurs propres de  $J_{\xi^*}$  sont réelles et strictement négatives.
- noeud instable, si les valeurs propres de  $J_{\xi^*}$  sont réelles et strictement positives.
- col, si les valeurs propres de  $J_{\xi^*}$  sont réelles non nulles et de signes contraires.

3. source : Wikipedia contributors. Bendixson–Dulac theorem.  
[https://en.wikipedia.org/wiki/Bendixson-Dulac\\_theorem](https://en.wikipedia.org/wiki/Bendixson-Dulac_theorem)

4. source : Wikipedia contributors. Théorème de Poincaré-Bendixson.  
[https://fr.wikipedia.org/wiki/Théorème\\_de\\_Poincaré-Bendixson](https://fr.wikipedia.org/wiki/Théorème_de_Poincaré-Bendixson)

Notons également que  $\xi^*$  est dit hyperbolique lorsque les valeurs propres de  $J_{\xi^*}$  sont réelles et non nulles.

« La théorie des systèmes dynamiques possède un théorème important concernant le comportement local des systèmes dynamiques au voisinage d'un point d'équilibre hyperbolique. Ce théorème portant le nom de *théorème de Hartman-Grobman* énonce qu'un système dynamique, au voisinage d'un équilibre hyperbolique, se comporte qualitativement de la même manière que le système linéarisé au voisinage de ce point. Par conséquent, lorsque l'on est en présence d'un tel système, on utilise plutôt la linéarisation, plus facile à analyser, pour étudier son comportement autour du point d'équilibre. »<sup>5</sup>

Via ce théorème, nous obtenons les résultats suivants :

- un noeud stable est localement asymptotiquement stable,
- un noeud instable est localement asymptotiquement instable,
- un col est localement asymptotiquement instable.

Notons également que si  $\xi^*$  est un col, ce point possède alors deux trajectoires maximales (quant à l'inclusion) qui tendent vers  $\{\xi^*\}$ , et deux trajectoires qui émergent de  $\{\xi^*\}$ . Les trajectoires convergentes constituent ce qu'on appelle la *variété stable* de  $\xi^*$ , et les trajectoires divergentes la *variété instable* de  $\xi^*$ .

Voici un schéma des trajectoires avoisinant un col  $\xi^*$  :

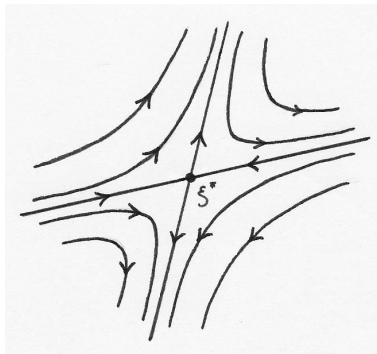


FIGURE 1 – Nous constatons les variétés stables et instables de  $\xi^*$ , ainsi que des trajectoires évitant  $\xi^*$ .

### 1.3 Le portrait de phase

« Un *portrait de phase* est une représentation géométrique des trajectoires d'un système dynamique dans l'espace des phases, et l'espace des phases est un espace dont les coordonnées sont les variables dynamiques du système étudié. »<sup>6</sup> Notons que c'est sur cet espace que les simulations seront faites.

**Remarque 1.3.1.** *Les différents propos introduits aux sections 1.1, 1.2, et 1.3 proviennent majoritairement des connaissances acquises durant le cours sur les systèmes dynamiques enseigné par M. Benaïm à l'UniNE en 2018, ainsi que de recherches sur internet.*

5. source : Wikipedia contributors. Hartman–Grobman theorem. [https://en.wikipedia.org/wiki/Hartman-Grobman\\_theorem](https://en.wikipedia.org/wiki/Hartman-Grobman_theorem).

6. source : Wikipedia contributors. Portrait de phase. [https://fr.wikipedia.org/wiki/Portrait\\_de\\_phase](https://fr.wikipedia.org/wiki/Portrait_de_phase)

## 2 Le modèle de Rosenzweig-MacArthur

<< Le modèle de Rosenzweig-MacArthur est un couple d'équations différentielles non-linéaires du premier ordre, et couramment utilisé pour modéliser la dynamique de systèmes biologiques dans lesquels un prédateur et sa proie interagissent. >><sup>7</sup>  
Notons  $x$  la densité de proies et  $y$  la densité de prédateurs.

Voici le modèle de Rosenzweig-MacArthur :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\mu_{max}x}{e+x}y, \\ \frac{dy}{dt} &= \left(c \frac{\mu_{max}x}{e+x} - d\right)y, \end{cases}$$

où  $r, K, \mu_{max}, e, d, c > 0$ .

$$\mu(x) = \begin{cases} \frac{x}{e+x} & \text{si } x > \alpha, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Notons que dans la présentation du modèle RMA, nous avons fait l'abus de langage  $x = x(t)$ . Abus de langage que nous continuerons à faire dans la suite du document. Cela nous évite de transporter trop de variables.

Dans cette section, une analyse explicite du modèle RMA sera faite. Afin de traiter tous les cas, des conditions sur les paramètres seront imposées.

### 2.1 La compacité des trajectoires

Comme les densités  $x$  et  $y$  du modèle RMA sont des variables qui prennent des valeurs positives, nous allons exclusivement nous intéresser à l'orthant positif :  $(\mathbb{R}_+)^2$ .

**Proposition 2.1.1.**  $\forall (x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+)^2$ , le modèle RMA admet une unique trajectoire issue de  $(x_0, y_0)$ .

De plus, cette trajectoire est contenue dans un compact de  $(\mathbb{R}_+)^2$ .

*Démonstration.* Soit  $(x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+)^2$ .

Nous allons procéder par étapes :

- *A voir* : le modèle RMA admet une unique solution maximale de condition initiale  $(x_0, y_0)$ .

$\exists \Omega \subseteq \mathbb{R}^2$  un ouvert tel que  $(\mathbb{R}_+)^2 \subseteq \Omega$  et tel que la fonction :

$$F : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^2 : \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \mapsto \begin{pmatrix} rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\mu_{max}x}{e+x}y \\ \left(c \frac{\mu_{max}x}{e+x} - d\right)y \end{pmatrix}$$

est bien définie et de classe  $C^1$ .

Via le *Théorème de Cauchy-Lipschitz*, le problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $(x_0, y_0)$  admet une unique solution maximale :

$$\xi : ]-\alpha, \beta[ \rightarrow \Omega : t \mapsto (x(t), y(t)).$$

<sup>7</sup>. réadaptation de la source Wikipedia contributors. Équations de prédation de Lotka-Volterra.  
[https://fr.wikipedia.org/wiki/Équations\\_de\\_prédation\\_de\\_Lotka-Volterra](https://fr.wikipedia.org/wiki/Équations_de_prédation_de_Lotka-Volterra)

◦ *A voir* :  $\xi$  est à valeur dans  $(\mathbb{R}_+)^2$ .

- Supposons :  $(x_0, y_0) \in \{0\} \times \{0\}$ .

Alors :

$$\left( x(0) = 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt}(0) = 0 \right) \text{ et } \left( y(0) = 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt}(0) = 0 \right).$$

$$\Rightarrow \forall t \in ]-\alpha, \beta[, \xi(t) = (0, 0) \Rightarrow \text{Im}(\xi) = \{(0, 0)\}.$$

- Supposons :  $(x_0, y_0) \in \{K\} \times \{0\}$ .

Alors :

$$\left( x(0) = K \Rightarrow \frac{dx}{dt}(0) = 0 \right) \text{ et } \left( y(0) = 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt}(0) = 0 \right).$$

$$\Rightarrow \forall t \in ]-\alpha, \beta[, \xi(t) = (K, 0) \Rightarrow \text{Im}(\xi) = \{(K, 0)\}.$$

- Supposons :  $(x_0, y_0) \in \{0\} \times \mathbb{R}_+^*$ .

Considérons :  $\varphi : \mathbb{R} \rightarrow (\mathbb{R}_+)^2 : t \mapsto (0, y_0 e^{-dt})$ .

On a :  $\forall t \in \mathbb{R}, \frac{d\varphi}{dt}(t) = F(\varphi(t))$  et  $\varphi(0) = (0, y_0) = (x_0, y_0)$ .

$\Rightarrow \varphi$  est une solution du problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $(x_0, y_0)$ .

Comme  $\xi$  est unique et maximale, la globalité de  $\varphi$  implique que  $\varphi = \xi$ .

On obtient alors que :  $\text{Im}(\xi) = \text{Im}(\varphi) = \{0\} \times \mathbb{R}_+^*$ .

- Supposons :  $(x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+^* - \{K\}) \times \{0\}$ .

On considère :  $\varphi : \mathbb{R} \rightarrow (\mathbb{R}_+)^2 : t \mapsto \left( \frac{K x_0 e^{rt}}{K + x_0 (e^{rt} - 1)}, 0 \right)$ .

On a :  $\forall t \in \mathbb{R}, \frac{d\varphi}{dt} = F(\varphi(t))$  et  $\varphi(0) = (x_0, 0) = (x_0, y_0)$ .

$\Rightarrow \xi$  est une solution du problème de Cauchy associé à  $F$  de condition initiale  $(x_0, y_0)$ .

Comme  $\xi$  est unique et maximale, la globalité de  $\varphi$  implique que  $\varphi = \xi$ .

On obtient alors que :  $\text{Im}(\xi) = \text{Im}(\varphi) = (\mathbb{R}_+^* - \{K\}) \times \{0\}$ .

- Supposons :  $(x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ .

Par l'unicité des solutions et les observations ci-dessus,  $\xi$  ne peut pas passer par  $(\{0\} \times \mathbb{R}_+) \cup (\mathbb{R}_+ \times \{0\})$ .

$\xi$  est donc à valeurs dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ .

◦ *A voir* :  $\xi$  est contenue dans un compact de  $(\mathbb{R}_+)^2$ , et  $\beta = +\infty$ .

Posons :  $x = \frac{1}{c}X$ .

On a :  $\frac{dX}{dt} = rX \left( 1 - \frac{\frac{1}{c}X}{K} \right) - c \frac{\mu_{max} \frac{1}{c}X}{e + \frac{1}{c}X} y$ .

$$\begin{aligned} \Rightarrow \frac{dX}{dt} + \frac{dy}{dt} &= rX \left( 1 - \frac{\frac{1}{c}X}{K} \right) - c \frac{\mu_{max} \frac{1}{c}X}{e + \frac{1}{c}X} y + \left( c \frac{\mu_{max} \frac{1}{c}X}{e + \frac{1}{c}X} - d \right) y \\ &= rX \left( 1 - \frac{\frac{1}{c}X}{K} \right) - c \frac{\mu_{max} \frac{1}{c}X}{e + \frac{1}{c}X} y + c \frac{\mu_{max} \frac{1}{c}X}{e + \frac{1}{c}X} y - dy = rX \left( 1 - \frac{\frac{1}{c}X}{K} \right) - dy. \end{aligned}$$

Considérons :  $R > 0$ .

Considérons également :

$$\varphi : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R} : z \mapsto rz \left( 1 - \frac{\frac{1}{c}z}{K} \right) - d(R - z).$$



On a :

$$\frac{d\varphi}{dz}(X') = 0 \Leftrightarrow X' = \frac{r+d}{2r}cK,$$

et :

$$\frac{d^2\varphi}{dz^2}(X') = -\frac{2r}{cK} < 0.$$

$\Rightarrow X'$  est un maximum de  $\varphi$ .

Choisissons  $R$  tel que :

$$\varphi(X') < 0.$$

◦ Supposons :  $cx_0 + y_0 > R$ .

Alors :

$$R - cx_0 < y_0 \Rightarrow \frac{dX}{dt}(0) + \frac{dy}{dt}(0) < \varphi(cx_0) \leq \varphi(X') < 0.$$

$$\Rightarrow \forall t \in [0, \beta[, cx(t) + y(t) \leq cx_0 + y_0.$$

◦ Supposons :  $cx_0 + y_0 \leq R$ .

Supposons par l'absurde :  $\exists t^* \in [0, \beta[$  tel que  $cx(t^*) + y(t^*) > R$ .

Alors :  $\exists t' \in [0, t^*[$  tel que  $cx(t') + y(t') = R$ .

$$\Rightarrow \frac{dX}{dt}(t') + \frac{dy}{dt}(t') = \varphi(cx(t')) \leq \varphi(X') < 0 \quad \nexists$$

$$\Rightarrow \forall t \in [0, \beta[, cx(t) + y(t) \leq R.$$

On pose :  $R^* = \max\{cx_0 + y_0, R\}$ .

Ainsi :  $\forall t \in [0, \beta[, cx(t) + y(t) \leq R^*$ .

◦ Supposons  $c \geq 1$ .

$$\text{Alors : } cx(t) + y(t) \leq R^* \Rightarrow x(t) + y(t) \leq R^*.$$

◦ Supposons  $c < 1$ .

$$\text{Alors : } cx(t) + y(t) \leq R^* \Rightarrow x(t) + \frac{1}{c}y(t) \leq \frac{1}{c}R^* \Rightarrow x(t) + y(t) \leq \frac{1}{c}R^*.$$

Finalement, on pose :  $\overline{R} = \max\{R^*, \frac{1}{c}R^*\}$ .

Ainsi :

$$\forall t \in [0, \beta[, \xi(t) \in [0, \overline{R}] \times [0, \overline{R}]$$

$$\Rightarrow \lim_{t \rightarrow \beta} \|\xi(t)\| < +\infty \Rightarrow \limsup_{t \rightarrow \beta} \|\xi(t)\| < +\infty.$$

Via le *théorème de Cauchy-Lipschitz*,  $\beta = +\infty$ .

On a démontré que :  $\forall (x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+)^2$ , le modèle RMA admet une unique solution maximale  $\xi : ]-\alpha, +\infty[ \rightarrow (\mathbb{R}_+)^2$  de condition initiale  $(x_0, y_0)$ .

$\forall (x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+)^2$ , le modèle RMA admet donc une unique trajectoire issue de  $(x_0, y_0)$ . De plus, cette trajectoire est contenue dans un compact de  $(\mathbb{R}_+)^2$ .  $\square$

Notons que dans la démonstration ci-dessus, les trajectoires du modèle RMA issues de  $(\{0\} \times \mathbb{R}_+) \cup (\mathbb{R}_+ \times \{0\})$  ont été explicitées.

**Remarque 2.1.2.** *L'idée utilisée pour démontrer le troisième "A voir" de la démonstration a émergé du "Lemma 3.1" de la source [7].*

## 2.2 Conséquence du théorème de Bendixson-Poincaré

Comme les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+)^2$  sont contenues dans un compact, le *théorème de Bendixson-Poincaré* peut être appliqué.

Nous obtenons alors que les ensembles oméga-limites du modèle RMA sont constitués soit d'un point d'équilibre, soit d'un cycle-limite.

## 2.3 Analyse des points d'équilibre

Dans ce qui suit, nous allons mettre en évidence les points d'équilibre du modèle RMA, puis à l'aide de la linéarisation une analyse locale du système sera faite en imposant des conditions sur les paramètres.

Les isoclines contenues dans  $(\mathbb{R}_+)^2$  du modèle RMA sont :

$$\begin{aligned}
 \circ \text{ Isocline des } x : \Upsilon_x &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\mu_{max}x}{e+x}y = 0\} \\
 &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = \frac{e+x}{\mu_{max}x} rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \text{ et } x > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : x = 0\} \\
 &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = -\frac{r}{\mu_{max}K}x^2 + \frac{r}{\mu_{max}} \left(1 - \frac{e}{K}\right)x + \frac{e}{\mu_{max}} \text{ et } x > 0\} \\
 &\quad \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : x = 0\}, \\
 \circ \text{ Isocline des } y : \Upsilon_y &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : \left(c \frac{\mu_{max}x}{e+x} - d\right)y = 0\} \\
 &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : \frac{\mu_{max}x}{e+x} = \frac{d}{c} \text{ et } y > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = 0\} \\
 &= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : x = \frac{de}{\mu_{max}c - d} \text{ et } y > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = 0\}.
 \end{aligned}$$

Les points d'équilibre contenues dans  $(\mathbb{R}_+)^2$  du modèle RMA sont les éléments de  $\Upsilon_x \cap \Upsilon_y$  :

$$\begin{aligned}
 \circ (0, 0), \\
 \circ (K, 0), \\
 \circ E_{+,+} &= \left( \frac{de}{\mu_{max}c - d}, \frac{cer}{\mu_{max}c - d} \left(1 - \frac{de}{(\mu_{max}c - d)K}\right) \right) \text{ lorsqu'il appartient à } (\mathbb{R}_+^*)^2.
 \end{aligned}$$

Il se peut que pour certaines valeurs de paramètre le point  $E_{+,+}$  ne soit pas contenu dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ .

**Proposition 2.3.1.**  $E_{+,+} \in (\mathbb{R}_+^*)^2 \Leftrightarrow (\mu_{max}c - d)K - de > 0$ .

*Démonstration.* Raisonnons par double implication :

$$\begin{aligned}
 \circ \text{ Supposons : } E_{+,+} &\in (\mathbb{R}_+^*)^2. \\
 \text{Alors : } \frac{de}{\mu_{max}c - d} &> 0 \Rightarrow \mu_{max}c - d > 0. \\
 \text{De plus, comme : } \frac{cer}{\mu_{max}c - d} &\left(1 - \frac{de}{(\mu_{max}c - d)K}\right) > 0, \text{ on a :} \\
 1 - \frac{de}{(\mu_{max}c - d)K} &> 0 \Rightarrow (\mu_{max}c - d)K - de > 0.
 \end{aligned}$$

◦ Supposons :  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$ .

Alors :  $\mu_{max}c - d > \frac{de}{K} > 0 \Rightarrow 0 < \frac{de}{(\mu_{max}c - d)K} < 1 \Rightarrow E_{+,+} \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ .

□

La jacobienne du modèle RMA est :

$$J_{(x,y)} = \begin{pmatrix} r(1 - \frac{2}{K}x) - \frac{\mu_{max}(e+x) - \mu_{max}x}{(e+x)^2}y & -\frac{\mu_{max}x}{e+x} \\ c \frac{\mu_{max}(e+x) - \mu_{max}x}{(e+x)^2}y & c \frac{\mu_{max}x}{e+x} - d \end{pmatrix}.$$

**Le point  $(0,0)$**

On a :

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

$\Rightarrow$  le point  $(0,0)$  est un col, car les valeurs propres de  $J_{(0,0)}$  sont réelles non nulles et de signes contraires.

$\Rightarrow$  le point  $(0,0)$  est localement asymptotiquement instable.

De plus, étant un col, le point  $(0,0)$  possède deux trajectoires maximales (quant à l'inclusion) qui tendent vers  $(0,0)$ , et deux trajectoires qui émergent de  $(0,0)$ .

**Le point  $(K,0)$**

On a :

$$J_{(K,0)} = \begin{pmatrix} -r & -\frac{\mu_{max}K}{e+K} \\ 0 & c \frac{\mu_{max}K}{e+K} - d \end{pmatrix}$$

Le polynôme caractéristique de  $J_{(K,0)}$  est :  $P_{(K,0)}(x) = x^2 - \text{tr}(J_{E_{(K,0)}})x + \det(J_{E_{(K,0)}})$   
 $= x^2 + \left(r - c \frac{\mu_{max}K}{e+K} + d\right)x + \left(rd - rc \frac{\mu_{max}K}{e+K}\right).$

Via la *formule de Viète*, les racines de  $P_{(K,0)}$  sont :  $-r$  et  $c \frac{\mu_{max}K}{e+K} - d$ .

Si  $(\mu_{max}c - d)K - de < 0$ , alors les valeurs propres de  $J_{(K,0)}$ , c-à-d les racines de  $P_{(K,0)}$ , sont réelles et strictement négatives, ce qui implique :  $(K,0)$  est un noeud stable.

$\Rightarrow (K,0)$  est localement asymptotiquement stable.

Si  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$ , alors les valeurs propres de  $J_{(K,0)}$  sont réelles non nulles et de signes contraires, ce qui implique :  $(K,0)$  est un col.

$\Rightarrow$  le point  $(K,0)$  est alors localement symptotiquement instable.

De plus, comme pour le point  $(0,0)$ , lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$ ,  $(K,0)$  possède alors deux variétés consituées de deux trajectoires chacune.

**Remarque 2.3.2.** *Le système subit ce qu'on appelle une bifurcation transcritique lorsque :  $(\mu_{max}c - d)K - de = 0$ .*

**Le point  $E_{+,+}$**

Supposons :  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  pour pouvoir considérer  $E_{+,+}$ .

On a :

$$J_{E_{+,+}} = \begin{pmatrix} r(1 - \frac{2}{K}x^*) - \frac{\mu_{max}(e+x^*) - \mu_{max}x^*}{(e+x^*)^2}y^* & -\frac{d}{c} \\ c \frac{\mu_{max}(e+x^*) - \mu_{max}x^*}{(e+x^*)^2}y^* & 0 \end{pmatrix},$$

$$\text{où } x^* = \frac{de}{\mu_{max}c - d} \text{ et } y^* = \frac{cer}{\mu_{max}c - d} \left(1 - \frac{de}{(\mu_{max}c - d)K}\right).$$

On considère  $P_{E_{+,+}} = x^2 - tr(J_{E_{+,+}})x + det(J_{E_{+,+}})$  le polynôme caractéristique de  $J_{E_{+,+}}$ .

On a :

$$\begin{aligned} \circ \ tr(J_{E_{+,+}}) &= r(1 - \frac{2}{K}x^*) - \frac{\mu_{max}(e+x^*) - \mu_{max}x^*}{(e+x^*)^2}y^* \\ &= \frac{d}{dx} \left( rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \right) \Big|_{x^*} - \frac{d}{dx} \left( \frac{\mu_{max}x}{e+x} \right) \Big|_{x^*} \frac{rx^* \left(1 - \frac{x^*}{K}\right)}{\frac{\mu_{max}x^*}{e+x^*}} \\ &= \frac{\mu_{max}x^*}{e+x^*} \frac{d}{dx} \left( \frac{rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)}{\frac{\mu_{max}x}{e+x}} \right) \Big|_{x^*} \\ &= \frac{d}{c} \frac{d}{dx} \left( \frac{re}{\mu_{max}} + \frac{r}{\mu_{max}}x - \frac{er}{K\mu_{max}}x - \frac{r}{K\mu_{max}}x^2 \right) \Big|_{x^*} \\ &= \frac{r(\mu_{max}c(K-e) - d(K+e))}{K\mu_{max}(\mu_{max}c - d)}, \\ \circ \ det(J_{E_{+,+}}) &= -\left(-\frac{d}{c} c \frac{\mu_{max}(e+x^*) - \mu_{max}x^*}{(e+x^*)^2}y^*\right) \\ &= d \frac{\mu_{max}e}{(e+x^*)^2}y^* > 0. \end{aligned}$$

Si  $\mu_{max}c(K-e) - d(K+e) < 0$ , alors  $tr(J_{E_{+,+}}) < 0$ .

Via la relation de Viète<sup>8</sup>, comme  $det(J_{E_{+,+}}) > 0$ , les racines de  $P_{E_{+,+}}$  sont réelles et strictement négatives.

Les valeurs propres de  $J_{E_{+,+}}$  sont donc réelles et strictement négatives, ce qui implique :  $E_{+,+}$  est un noeud stable.

$\Rightarrow$  lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K-e) - d(K+e) < 0$ ,  $E_{+,+}$  est localement asymptotiquement stable.

Si  $\mu_{max}c(K-e) - d(K+e) > 0$ , alors  $tr(J_{E_{+,+}}) > 0$ .

Comme  $det(J_{E_{+,+}}) > 0$ , les racines de  $P_{E_{+,+}}$  sont réelles et strictement positives.

Les valeurs propres de  $J_{E_{+,+}}$  sont donc réelles et strictement positives, ce qui implique :

---

8. source : Wikipedia contributors. Relations entre coefficients et racines.  
[https://fr.wikipedia.org/wiki/Relations\\_entre\\_coefficients\\_et\\_racines](https://fr.wikipedia.org/wiki/Relations_entre_coefficients_et_racines)

$E_{+,+}$  est un noeud instable.

$\Rightarrow$  lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) > 0$ ,  $E_{+,+}$  est localement asymptotiquement instable.

**Remarque 2.3.3.** L'idée utilisée pour calculer  $tr(J_{E_{+,+}})$  provient de la source [4], p. 54.

**Remarque 2.3.4.** Le système subit ce qu'on appelle une bifurcation de Hopf lorsque :  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) = 0$ .

## 2.4 Les ensembles oméga-limites

Procédons à l'analyse des ensembles oméga-limites.

**Les trajectoires issues de  $(\{0\} \times \mathbb{R}_+) \cup (\mathbb{R}_+ \times \{0\})$**

**Proposition 2.4.1.**  $\omega((0, 0)) = \{(0, 0)\}$  et  $\omega((K, 0)) = \{(K, 0)\}$ .

*Démonstration.* Dans la démonstration de la proposition 2.1.1., nous avons vu que les trajectoires issues de  $(0, 0)$  et  $(K, 0)$  sont respectivement :  $\{(0, 0)\}$  et  $\{(K, 0)\}$ .

$\Rightarrow \omega((0, 0)) = \{(0, 0)\}$  et  $\omega((K, 0)) = \{(K, 0)\}$ .  $\square$

**Simulations avec :**  $r = 2$ ,  $K = 1$ ,  $\mu_{max} = 7$ ,  $e = 1$ ,  $c = 1$ ,  $d = 1$

Voici la trajectoire issue de  $(8, 0)$  :

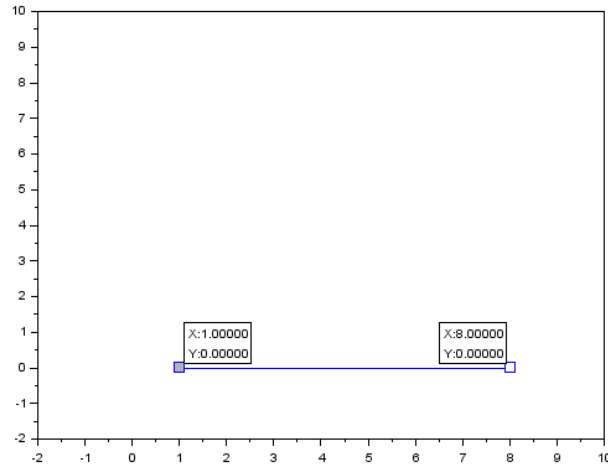


FIGURE 2 – Nous constatons que cette trajectoire semble tendre vers  $\{(1, 0)\}$ .

Voici la trajectoire issue de  $(0.5, 0)$  :

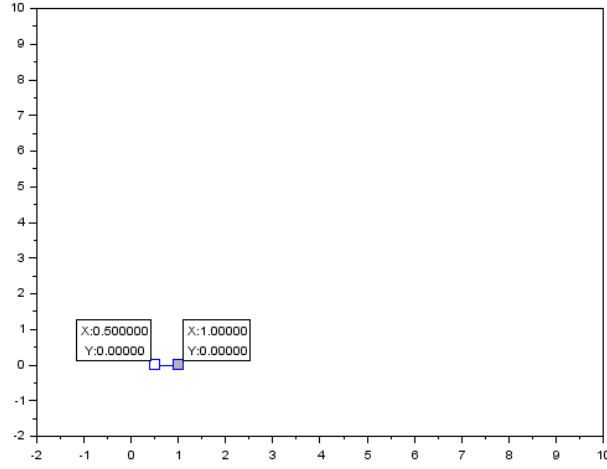


FIGURE 3 – Nous constatons que cette trajectoire semble également tendre vers  $\{(1, 0)\}$ .

La proposition suivante affirme que les deux trajectoires simulées ci-dessus tendent bel et bien vers  $\{(1, 0)\}$ .

**Proposition 2.4.2.**  $\forall (x_0, 0) \in (\mathbb{R}_+)^2$  avec  $x_0 > 0$  et  $x_0 \neq K$ ,  $\omega((x_0, 0)) = \{(K, 0)\}$ .

*Démonstration.* Soit  $(x_0, 0) \in (\mathbb{R}_+)^2$  avec  $x_0 > 0$  et  $x_0 \neq K$ .

Dans la démonstration de la proposition 2.1.1., nous avons vu que :

$$\xi : \mathbb{R} \rightarrow (\mathbb{R}_+)^2 : t \mapsto \left( \frac{Kx_0e^{rt}}{K + x_0(e^{rt} - 1)}, 0 \right)$$

est l'unique solution maximale issue de  $(x_0, 0)$ .

Comme  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \xi(t) = (K, 0)$ , on a :  $\omega((x_0, 0)) = \{(K, 0)\}$ . □

**Remarque 2.4.3.** Notons que les trajectoires constituant la variété stable de  $(0, K)$  sont contenues dans la partie positive de l'axe  $y = 0$ .

**Simulation avec :**  $r = 2$ ,  $K = 1$ ,  $\mu_{max} = 7$ ,  $e = 1$ ,  $c = 1$ ,  $d = 1$

Voici la trajectoire issue de  $(0, 7)$  :

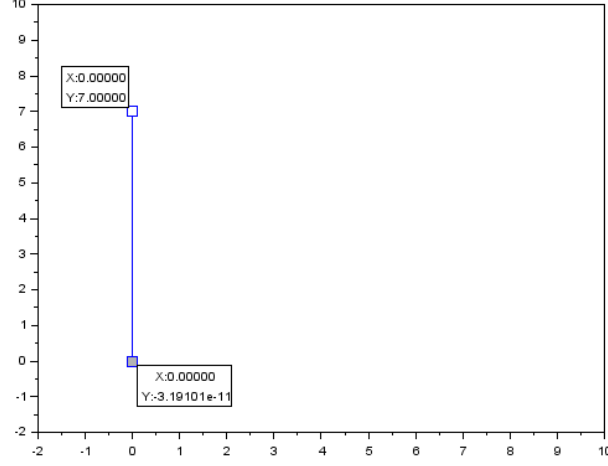


FIGURE 4 – Nous constatons que la trajectoire semble tendre vers  $(0, 0)$ .

La proposition suivante affirme que la trajectoire simulée ci-dessus tend bel et bien vers  $\{(0, 0)\}$ .

**Proposition 2.4.4.**  $\forall (0, y_0) \in (\mathbb{R}_+)^2$  avec  $y_0 > 0$ ,  $\omega((0, y_0)) = \{(0, 0)\}$ .

*Démonstration.* Soit  $(0, y_0) \in (\mathbb{R}_+)^2$  avec  $y_0 > 0$ .

Dans la démonstration de la proposition 2.1.1., nous avons vu que :

$$\xi : \mathbb{R} \rightarrow (\mathbb{R}_+)^2 : t \mapsto (0, y_0 e^{-dt})$$

est l'unique solution maximale issue de  $(0, y_0)$ .

Comme  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \xi(t) = (0, 0)$ , on a :  $\omega((0, y_0)) = \{(0, 0)\}$ . □

**Remarque 2.4.5.** Notons que les deux trajectoires constituant la variété stable de  $(0, 0)$  sont contenues dans l'axe  $x = 0$ .

### Les trajectoires issues de $(\mathbb{R}_+^*)^2$

**Simulation avec :**  $r = 2$ ,  $K = 2$ ,  $\mu_{max} = 2$ ,  $e = 0.5$ ,  $c = 2$ ,  $d = 4$

Voici quatre trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  :

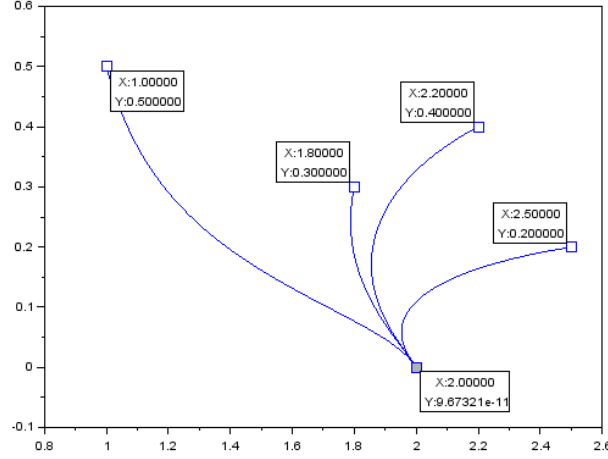


FIGURE 5 – Nous constatons que ces quatre trajectoires semblent tendre vers  $\{(2, 0)\}$ . Notons également que :  $(\mu_{max}c - d)K - de = -2 < 0$ .

Le théorème suivant affirme que les quatre trajectoires ci-dessus tendent bel et bien vers  $\{(2, 0)\}$ .

**Théorème 2.4.6.** *Supposons  $(\mu_{max}c - d)K - de \leq 0$ .*

*Alors toutes les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent vers  $\{(K, 0)\}$ .*

*Démonstration.* Supposons :  $(\mu_{max}c - d)K - de \leq 0$ .

- Soient  $x \geq K$  et  $y > 0$ .

$$\text{On a : } \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\mu_{max}x}{e+x}y \leq -\frac{\mu_{max}x}{e+x}y < 0.$$

Comme les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  sont contenues dans un compact, via l'inégalité ci-dessus, on obtient que les trajectoires de conditions initiales  $x_0 \geq K$  et  $y_0 > 0$  traversent l'axe  $x = K$ .

- Soient  $0 < x < K$  et  $y > 0$ .

$$\text{On a : } \frac{dy}{dt} = \left(c \frac{\mu_{max}x}{e+x} - d\right)y < \left(c \frac{\mu_{max}K}{e+K} - d\right)y \leq 0.$$

On en déduit que les trajectoires de conditions initiales  $0 < x_0 < K$  et  $y_0 > 0$  viennent s'écraser contre la partie positive de l'axe  $y = 0$ . En effet, elles ne peuvent pas diverger, car elles sont contenues dans un compact de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ , et, via la première supposition, elles ne peuvent pas traverser l'axe  $x = K$ .

Comme la partie positive de l'axe est constituée de deux trajectoires qui tendent vers  $(K, 0)$ , les trajectoires de conditions initiales  $0 < x_0 < K$  et  $y_0 > 0$  tendent également vers  $(K, 0)$ . En effet, elles ne pourraient pas tendre vers  $(0, 0)$ , car les trajectoires constituant la variété stable de  $(0, 0)$  sont contenues dans l'axe  $x = 0$ .

Donc  $\forall (x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ ,  $\omega((x_0, y_0)) = \{(K, 0)\}$ .  $\square$

**Remarque 2.4.7.** *L'idée utilisée pour démontrer le théorème ci-dessus provient de la source [4], p. 54.*



**Proposition 2.4.8.** *Supposons :  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$ .*

*Alors :  $\omega(E_{+,+}) = \{E_{+,+}\}$ .*

*Démonstration.* La trajectoire issue de  $E_{+,+}$  est  $\{E_{+,+}\}$ .

Cela est dû au fait que  $E_{+,+}$  existe et est un point d'équilibre.

Donc  $\omega(E_{+,+}) = \{E_{+,+}\}$ . □

**Simulation avec :**  $r = 2$ ,  $K = 1$ ,  $\mu_{max} = 2$ ,  $e = 0.5$ ,  $c = 2$ ,  $d = 1$

Voici les trajectoires issues de  $(0.35, 0.45)$  et  $(0.7, 0.9)$  :

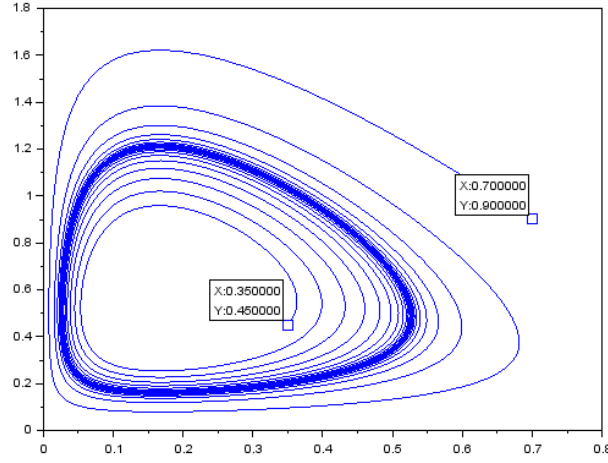


FIGURE 6 – Nous constatons que ces trajectoires semblent tendre vers un cycle-limite. Notons également que :  $(\mu_{max}c - d)K - de = 2.5 > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) = 0.5 > 0$ .

Le théorème suivant affirme que les trajectoires ci-dessus tendent bel et bien vers un cycle-limite.

**Théorème 2.4.9.** *Supposons :  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) > 0$ .*

*Alors les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ , sauf  $E_{+,+}$ , tendent vers un cycle-limite.*

*Démonstration.* Schématisons, puis développons :

Voici un schéma illustrant les différents éléments qui seront introduits dans la démonstration :

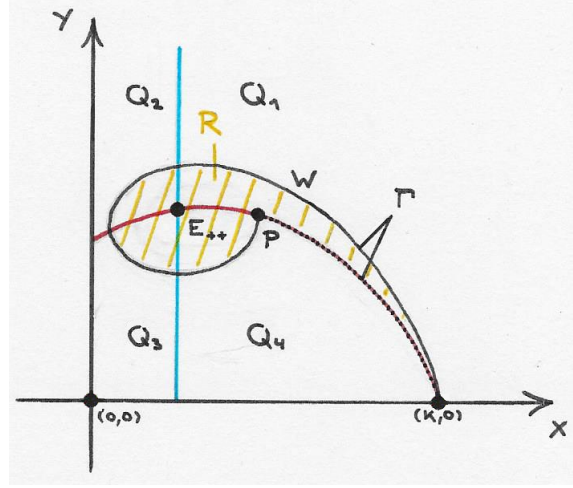


FIGURE 7 – Nous avons tracé en rouge l'isocline des  $x$ , et en bleu l'isocline des  $y$ .

Comme  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$ , en particulier, les isoclines s'intersectent en  $E_{+,+} \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ . Elles partitionnent donc  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  en quatre régions que nous notons  $Q_1, Q_2, Q_3, Q_4$ . La région  $Q_1$  se trouve au dessus de l'isocline des  $x$  et à droite de l'isocline des  $y$ . Les régions  $Q_2, Q_3, Q_4$  suivent  $Q_1$  dans le sens inverse des aiguilles d'une montre.

Comme  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$ , le point  $(K, 0)$  est un col. Il possède donc une trajectoire  $W$  faisant partie de la variété instable qui émerge de  $(K, 0)$  à valeurs dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ . En émergeant de  $(K, 0)$ ,  $W$  passe tour à tour par  $Q_1, Q_2, Q_3, Q_4$ .

En effet, supposons par l'absurde que  $W$  reste dans  $Q_1$ , alors, comme ses composantes sont monotones en fonction de  $t$  et comme  $W$  est contenu dans un compact, par le *théorème de Bendixson-Poincaré*,  $W$  tend vers un point d'équilibre contenu dans l'adhérence de  $Q_1$ . Mais cela n'est pas possible, car le seul point d'équilibre contenu dans l'adhérence de  $Q_1$  (mis à part  $(K, 0)$ ) est  $E_{+,+}$ , et comme  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) > 0$ ,  $E_{+,+}$  est un noeud instable.

Une fois arrivé à  $Q_3$ ,  $W$  ne peut pas tendre vers  $(0, 0)$ , car les trajectoires constituant la variété stable de  $(0, 0)$  sont contenues dans l'axe  $x = 0$ .

Lorsque  $W$  se trouve dans  $Q_4$ , pour sortir de cette région, elle est obligée de traverser l'isocline des  $x$  en un point que l'on note  $p$ .

On considère  $\Gamma$  comme étant la portion de  $W$  partant de  $(K, 0)$  jusqu'à  $p$  collée bout à bout avec la portion de l'isocline des  $x$  partant de  $p$  jusqu'à  $(K, 0)$ . On note  $R$  l'adhérence de la composante bornée de  $\Gamma^c \cap (\mathbb{R}_+^*)^2$ .

Supposons  $(x_0, y_0) \in (R - \{E_{+,+}\})$ .

Par construction et unicité des solutions, la trajectoire issue de  $(x_0, y_0)$  est à valeurs dans  $R$ . De plus, cette trajectoire ne peut pas tendre vers  $(K, 0)$ , car les trajectoires constituant la variété stable de  $(K, 0)$  sont contenues dans l'axe  $y = 0$ .

Donc, par le *théorème de Bendixson-Poincaré*, comme  $R$  est compact, la trajectoire issue de  $(x_0, y_0)$  tend vers un cycle-limite contenu dans  $R$ .

Supposons  $(x_0, y_0) \in ((\mathbb{R}_+^*)^2 - R)$ .

Comme nous l'avons vu, la trajectoire issue de  $(x_0, y_0)$  tourne autour de  $\Gamma$  jusqu'à atteindre l'isocline des  $x$  dans  $Q_4$ . Après avoir franchi l'isocline, la trajectoire se trouvera dans  $R$  et tendra donc vers un cycle-limite.  $\square$

**Remarque 2.4.10.** L'idée utilisée pour démontrer le théorème ci-avant provient du "Theorem 5.1" de la source [2].

**Remarque 2.4.11.** Notons que K. Cheng est allé plus loin, il a démontré que ce cycle-limite est unique, c-à-d : lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) > 0$ , toutes les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent vers un seul et unique cycle-limite<sup>9</sup>.

**Simulation avec  $r = 2$ ,  $K = 1$ ,  $\mu_{max} = 7$ ,  $e = 1$ ,  $c = 1$ ,  $d = 1$**

Voici la trajectoire issue de  $(0.75, 0.9)$  :

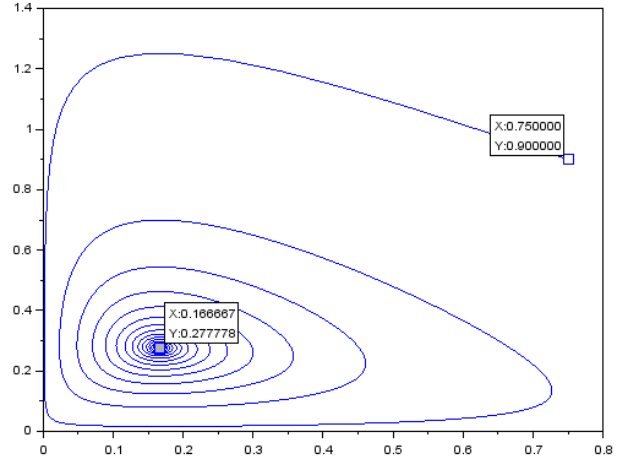


FIGURE 8 – Nous constatons que cette trajectoire semble tendre vers :  $\{E_{+,+}\} = \{(0.166667, 0.277778)\}$ . Notons également que :  $(\mu_{max}c - d)K - de = 5 > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) = -2 < 0$ .

Le théorème suivant affirme que la trajectoire ci-dessus tend bel et bien vers  $\{E_{+,+}\}$ .

**Théorème 2.4.12.** Supposons :  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) < 0$ . Alors :  $\forall (x_0, y_0) \in (\mathbb{R}_+^*)^2$ ,  $\omega((x_0, y_0)) = \{E_{+,+}\}$ .

*Démonstration.* On a vu que les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  sont contenues dans un compact de  $(\mathbb{R}_+)^2$ . D'après le théorème de Bendixson-Poincaré, ces trajectoires tendent soit vers :

- $\{(0, 0)\}$ ,
- $\{(K, 0)\}$ ,
- $\{E_{+,+}\}$ ,
- un cycle limite contenu dans  $(\mathbb{R}_+)^2$ .

Notons  $F_1, F_2$  les composantes de la fonction  $F$  introduite au début la démonstration de la proposition 2.2.1., c-à-d :  $F = (F_1, F_2)$ .

Soit  $\alpha > 0$ .

Considérons :

$$\varphi : (\mathbb{R}_+^*)^2 \rightarrow (\mathbb{R}_+^*)^2 : (x, y) \mapsto \frac{e+x}{x} y^{\alpha-1}.$$

On a :

$$\frac{\partial (\varphi F_1)}{\partial x}(x, y) = -\frac{r}{K}(e+x)y^{\alpha-1} + r\left(1 - \frac{x}{K}\right)y^{\alpha-1},$$

---

9. source : [4], p. 56

et :

$$\begin{aligned} \frac{\partial (\varphi F_2)}{\partial y}(x, y) &= \alpha c \mu_{max} y^{\alpha-1} - \alpha d \frac{e+x}{x} y^{\alpha-1}. \\ \Rightarrow \frac{\partial (\varphi F_1)}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial (\varphi F_2)}{\partial y}(x, y) \\ &= \frac{y^{\alpha-1}}{x} \left( \alpha (\mu_{max} c - d) \left( x - \frac{de}{\mu_{max} c - d} \right) + \frac{2r}{K} x \left( \frac{K-e}{2} - x \right) \right). \end{aligned}$$

Considérons :

$$\psi : \mathbb{R}_+^* \rightarrow \mathbb{R} : x \mapsto \alpha (\mu_{max} c - d) \left( x - \frac{de}{\mu_{max} c - d} \right) + \frac{2r}{K} x \left( \frac{K-e}{2} - x \right).$$

On a :

$$\frac{d\psi}{dx}(x') = 0 \Leftrightarrow x' = \frac{K-e}{4} + \frac{\alpha}{4r} (\mu_{max} c - d) K,$$

et :

$$\frac{d^2\psi}{dx^2}(x') = -\frac{4r}{K} < 0.$$

$\Rightarrow x'$  est un maximum de  $\psi$ .

On choisit  $\alpha$  tel que :

$$\frac{K-e}{2} < x' < \frac{de}{\mu_{max} c - d}.$$

Un tel  $\alpha$  existe, car :

$$\mu_{max} c (K-e) - d(K+e) < 0 \Leftrightarrow \frac{K-e}{2} < \frac{de}{\mu_{max} c - d},$$

et :

$$(\mu_{max} c - d) K - de > 0 \Rightarrow \frac{\alpha}{4r} (\mu_{max} c - d) K > \frac{\alpha}{4r} de > 0.$$

Ainsi :

$$\forall (x, y) \in (\mathbb{R}_+^*)^2, \frac{\partial (\varphi F_1)}{\partial x}(x, y) + \frac{\partial (\varphi F_2)}{\partial y}(x, y) \leq \frac{y^{\alpha-1}}{x} \psi(x') < 0.$$

En effet,  $\psi(x') < 0$ , par le choix de  $\alpha$ , et car :

$$(\mu_{max} c - d) K - de > 0 \Rightarrow \alpha (\mu_{max} c - d) > \frac{\alpha}{K} de > 0.$$

Comme  $\varphi$  est  $C^1$ , et d'après l'observation ci-dessus, on peut appliquer le *théorème de Bendixson-Dulac*.

On obtient que le modèle RMA ne possède pas de cycle-limite contenu dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ . Supposons que les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent tout de même vers un cycle-limite. D'après les observations ci-dessus, ce cycle-limite doit au moins contenir un élément de  $(\{0\} \times \mathbb{R}_+^*) \cup (\mathbb{R}_+^* \times \{0\})$ , ce qui n'est pas possible par l'unicité des solutions.

Via le *théorème de Bendixson-Poincaré*, on a donc que les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent vers  $\{E_{+,+}\}$ .  $\square$

**Remarque 2.4.13.** *L'idée utilisée pour démontrer le théorème ci-avant provient du "Theorem 6.1" de la source [2].*

### La bifurcation de Hopf

**Simulation avec**  $r = 1$ ,  $K = 3$ ,  $\mu_{max} = 1$ ,  $e = 1$ ,  $c = 1$ ,  $d = 0.5$

Voici trois trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  :

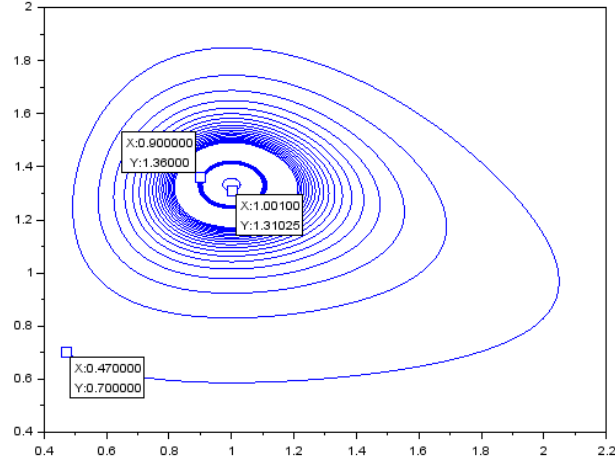


FIGURE 9 – Nous constatons que lorsque :  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) = 0$ , l'interprétation des ensembles oméga-limites correspondant aux trajectoires simulées n'est pas très clair.

**Remarque 2.4.14.** *La bifurcation de Hopf est un cas dégénéré. Laissons la de côté.*

**Remarque 2.4.15.** *Les simulations présentées dans ce chapitre ont été réalisées à l'aide du logiciel Scilab.*

### 3 Le problème atto-fox

<< Les trajectoires qui se rapprochent arbitrairement près des axes correspondent à des disparitions d'espèces. >><sup>10</sup> En présence de proies et de prédateurs, sous certaines conditions, le modèle RMA peut donc prédire l'extinction à terme d'une des deux espèces. En effet, comme nous l'avons vu au chapitre précédent, lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de \leq 0$ , les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent vers le point  $(K, 0)$ , ce qui implique une disparition de l'espèce  $y$ .

Qu'en est-il de la non disparition d'espèces ?

Dans ce qui suit, nous allons introduire une notion qui répondra à la question. Nous verrons que sous certaines conditions le modèle RMA possède une propriété qui empêche les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  d'atteindre les axes  $x = 0$ ,  $y = 0$ . Notons que c'est avant tout cette propriété là, appelée persistance, qui est à l'origine du *problème atto-fox*.

#### 3.1 La persistance

Considérons le modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y)x, \\ \frac{dy}{dt} = g(x, y)y. \end{cases}$$

**Définition 3.1.1.** On dit qu'une trajectoire du modèle ci-dessus issue de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  est persistante, s'il existe  $m > 0$  et  $M > 0$  tels que la solution associée :

$$\xi : ] - \alpha, +\infty[ \rightarrow (\mathbb{R}_+^*)^2 : t \mapsto (x(t), y(t)),$$

vérifie :

- $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x(t) \geq m$  et  $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq M$ ,
- $\liminf_{t \rightarrow +\infty} y(t) \geq m$  et  $\limsup_{t \rightarrow +\infty} y(t) \leq M$ .

Si toutes les trajectoires du modèle issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  sont persistantes, on dit que le modèle est persistant<sup>11</sup>.

**Proposition 3.1.2.** Lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) \neq 0$ , le modèle RMA est persistant.

*Démonstration.* Lorsque  $(\mu_{max}c - d)K - de > 0$  et  $\mu_{max}c(K - e) - d(K + e) \neq 0$ , les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent vers un cycle-limite contenu dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  ou un point d'équilibre contenu dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ . << On peut donc toujours trouver un voisinage du point d'équilibre ou du cycle-limite qui ne rencontre pas les axes. Comme ce voisinage est à une distance  $m$  strictement positive des axes, et comme les trajectoires finissent par rentrer dans le voisinage, les "lim inf" sont minorés par  $m$ . >><sup>12</sup> En ce qui concerne les "lim sup", comme les trajectoires sont contenues dans un compact, ils sont forcément majorés par une valeur  $M$ .  $\square$

Supposons des rendements faibles jusqu'à la fin de l'étude<sup>13</sup>.

Dans le modèle RMA, le rendement correspond à la variable  $c$ . Notons  $\varepsilon = c$  pour rappeler

10. source : [4], p. 138

11. source : [4], p. 138

12. source : [4], p. 140

13. Grâce à cela, des comportements surprenant pourront être mis en évidence. Source : [4], p. 145.

que  $c$  est "petit".

De plus, posons  $d = \varepsilon\delta \gg^{14}$ .

Le modèle RMA s'écrit alors :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\mu_{max}x}{e+x}y, \\ \frac{dy}{dt} &= \varepsilon \left(\frac{\mu_{max}x}{e+x} - \delta\right)y, \end{cases}$$

où  $r, K, \mu_{max}, e, \varepsilon, \delta > 0$ .

**Proposition 3.1.3.** *En supposant :  $c = \varepsilon$ ,  $d = \varepsilon\delta$ ,  $\mu_{max} = K = 1$ , les résultats émis au chapitre 2 sont également valables pour le modèle suivant :*

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(1-x) - \frac{x}{e+x}y \right), \\ \frac{dy}{dt} &= \left( \frac{x}{e+x} - \delta \right)y, \end{cases}$$

où  $r, e, \varepsilon, \delta > 0$ .

*Démonstration.* Posons :

$$\tau(t) = t\varepsilon.$$

Considérons :  $\begin{pmatrix} x \circ \tau \\ y \circ \tau \end{pmatrix}$  l'unique solution maximale du modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{d(x \circ \tau)}{dt} &= r(x \circ \tau) \left(1 - \frac{(x \circ \tau)}{K}\right) - \frac{\mu_{max}(x \circ \tau)}{e + (x \circ \tau)}(y \circ \tau), \\ \frac{d(y \circ \tau)}{dt} &= \varepsilon \left( \frac{\mu_{max}(x \circ \tau)}{e + (x \circ \tau)} - \delta \right)(y \circ \tau), \end{cases}$$

où  $r, K, \mu_{max}, e, \varepsilon, \delta > 0$ ,

Alors :  $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$  est une solution du modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon} \left( rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{\mu_{max}x}{e+x}y \right), \\ \frac{dy}{dt} &= \left( \frac{\mu_{max}x}{e+x} - \delta \right)y, \end{cases}$$

Comme le changement de variable temporelle  $\tau$  n'a pas d'impact sur le comportement asymptotique d'une trajectoire, le comportement asymptotique de  $\begin{pmatrix} x \circ \tau \\ y \circ \tau \end{pmatrix}$  est le même que celui de  $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ . Les résultats émis au chapitre 2 sont donc valables pour le modèle ci-dessus.

Il sont, en particulier, également valables si nous supposons  $\mu_{max} = K = 1$ . □

---

14. source : [4], p. 116

Pour pouvoir faire des constatations intéressantes, dans ce qui suit, nous allons exclusivement travailler avec cette nouvelle version du modèle RMA :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(1-x) - \frac{x}{e+x}y \right), \\ \frac{dy}{dt} &= \left( \frac{x}{e+x} - \delta \right) y, \end{cases}$$

où  $r, e, \varepsilon, \delta > 0$ .

Réadaptons les résultats emis au chapitre 2, afin d'en obtenir de nouveaux par la suite.

Les isoclines contenues dans  $(\mathbb{R}_+)^2$  de ce système sont :

- **Isocline des  $x$**  :  $\Upsilon_x = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(1-x) - \frac{x}{e+x}y \right) = 0\}$   
 $= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = \frac{e+x}{x} rx(1-x) \text{ et } x > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : x = 0\}$   
 $= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = -rx^2 + (1-e)rx + re \text{ et } x > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : x = 0\},$
- **Isocline des  $y$**  :  $\Upsilon_y = \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : \left( \frac{x}{e+x} - \delta \right) y = 0\}$   
 $= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : \frac{x}{e+x} = \delta \text{ et } y > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = 0\}$   
 $= \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : x = \frac{\delta e}{1-\delta} \text{ et } y > 0\} \cup \{(x, y) \in (\mathbb{R}_+)^2 : y = 0\}.$

Nous constatons que l'isocline des  $x$  est constituée d'une droite et du graphe d'une fonction quadratique. Notons  $f$  cette fonction quadratique. Nous avons donc :

$$f(x) = -rx^2 + (1-e)rx + re.$$

Après calculs, nous obtenons que le maximum de  $f$  est atteint lorsque :

$$x = \frac{1-e}{2}.$$

Notons :

- $E = \left( \frac{\delta e}{1-\delta}, -r \left( \frac{\delta e}{1-\delta} \right)^2 + (1-e)r \frac{\delta e}{1-\delta} + re \right)$  le point correspondant à l'intersection de l'axe  $x = \frac{\delta e}{1-\delta}$  avec le graphe de  $f$ ,
- $P = \left( \frac{1-e}{2}, -r \left( \frac{1-e}{2} \right)^2 + (1-e)r \frac{1-e}{2} + re \right)$  le point culminant du graphe de  $f$ .

Voici la réadaptation des résultats :

- D'après le théorème 2.4.9. :  
Si  $1 - \delta(1+e) > 0$  et  $1 - e - \delta - \delta e > 0$ , les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ , sauf le point  $E$ , convergent vers un cycle-limite.
- D'après le théorème 2.4.12. :  
Si  $1 - \delta(1+e) > 0$  et  $1 - e - \delta - \delta e < 0$ , les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  convergent vers le point  $E$ .



Dans ce qui suit, nous allons non seulement supposer  $\varepsilon \ll 1$ , mais également  $\delta < \frac{1}{1+e}$ , ainsi  $1 - \delta(1+e) > 0$ , et nous avons les résultats suivant :

**Proposition 3.1.4.** *Lorsque  $\frac{\delta e}{1-\delta} < \frac{1-e}{2}$ , c-à-d : lorsque la droite  $x = \frac{\delta e}{1-\delta}$  coupe le graphe de  $f$  à gauche de son maximum, les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  convergent vers un cycle-limite.*

*Démonstration.* On a :

$$\frac{\delta e}{1-\delta} < \frac{1-e}{2} \Leftrightarrow 2\delta e < (1-\delta)(1-e) = 1-e-\delta+\delta e \Leftrightarrow 1-e-\delta-\delta e > 0.$$

□

**Proposition 3.1.5.** *Lorsque  $\frac{\delta e}{1-\delta} > \frac{1-e}{2}$ , c-à-d : lorsque la droite  $x = \frac{\delta e}{1-\delta}$  coupe le graphe de  $f$  à droite de son maximum, les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  convergent vers le point d'équilibre  $E$ .*

*Démonstration.* On a :

$$\frac{\delta e}{1-\delta} > \frac{1-e}{2} \Leftrightarrow 2\delta e > (1-\delta)(1-e) = 1-e-\delta+\delta e \Leftrightarrow 1-e-\delta-\delta e < 0.$$

□

**Simulations avec :**  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$

En considérant de telles valeurs, d'après la proposition 3.1.4., les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  tendent vers un cycle-limite. En effet, on a :

$$\begin{aligned} \circ \quad & \delta = 0.7 < 0.90909 = \frac{1}{1+0.1} = \frac{1}{1+e}, \\ \circ \quad & \frac{\delta e}{1-\delta} = \frac{0.7 \times 0.1}{1-0.7} = 0.23333 < 0.45 = \frac{1-0.1}{2} = \frac{1-e}{2}. \end{aligned}$$

Voici la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$  :

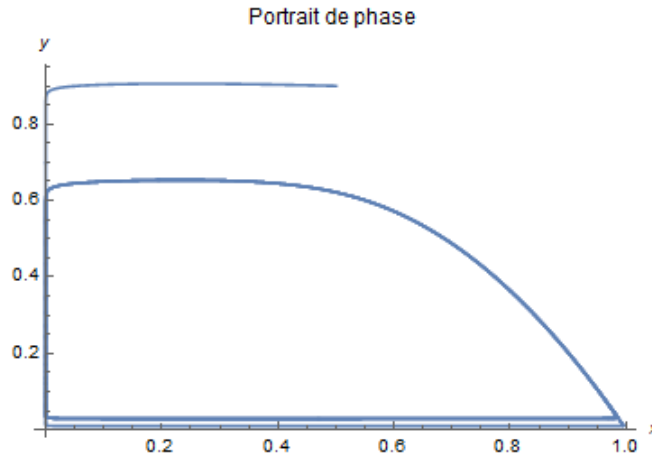


FIGURE 10 – Nous constatons un grand cycle-limite qui semble frôler l'axe  $x = 0$ .

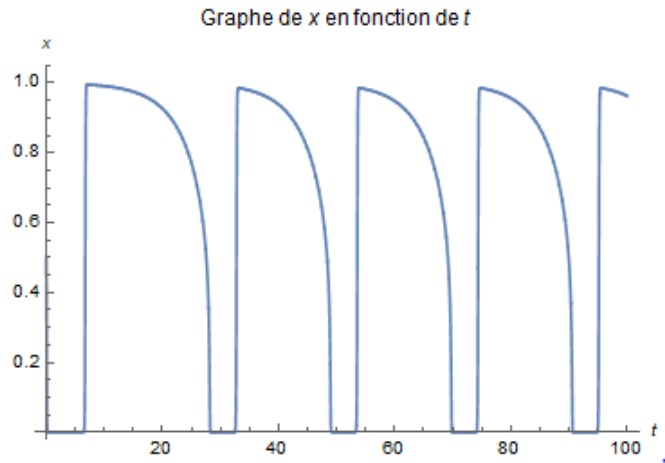


FIGURE 11 – Le plus petit des minimums locaux atteint par  $x$  entre les temps 0 et 100 vaut :  $5.18 \times 10^{-36}$ . Notons que c'est le premier minimum local, celui compris entre les temps 0 et 10.

**Remarque 3.1.6.** *Notons que ces simulations ont été réalisées à l'aide du logiciel Wolfram Mathematica 11.3, et que c'est avec ce logiciel là que les simulations seront faites jusqu'à la fin de l'étude.*

Dans cette simulation, nous constatons que :

- la trajectoire tend bel et bien vers un cycle-limite,
- la trajectoire est bel et bien persistante entre les temps 0 et 100,
- la trajectoire passe très près de l'axe  $x = 0$ .

D'où les questions suivantes :

- Quel sens donner à de telles simulations ?
- Illustrent-elles bien les phénomènes réelles ?

La densité  $x$  peut atteindre des valeurs si proche de 0 que l'interprétation du modèle en question peut poser problème. En effet, supposons que l'espèce  $x$  disparaît une fois un seuil  $S$  atteint, où  $S$  est un certain nombre d'individus. Si  $S$  vaut 1000, il faudrait qu'une unité de  $x$  représente plus de

$$\frac{1000}{5.18 \times 10^{-36}} = 5.18 \times 10^{39}$$

individus pour qu'il n'y ait pas extinction<sup>15</sup>. Si ce n'est pas le cas, le modèle en question n'illustre pas bien la réalité.

En fait, même si une unité de  $x$  représente plus de  $5.18 \times 10^{39}$  individus, l'extinction peut tout de même avoir lieu. En effet, << le caractère intrinsèquement discret d'une population d'individus introduit nécessairement des petites fluctuations autour de la solution du modèle déterministe, ce qui peut mener à une extinction inattendue >><sup>16</sup>.

Notons que c'est la densité  $x$  qui pose avant tout problème. C'est pourquoi, dans ce qui suit, nous allons exclusivement chercher à pallier le *problème atto-fox* en se focalisant sur cette densité.

<sup>15</sup>. Cette quantité est considérable. Notons que, d'après [4], p. 140, en écologie microbienne,  $10 \times 10^{12}$  c'est déjà trop.

<sup>16</sup>. source : [4], p. 145

## **Bilan**

Un *problème atto-fox* a été détecté lorsque le modèle RMA possède un cycle-limite.

## 4 L'extinction instantanée

Dans ce chapitre, nous allons introduire des concepts afin de remédier au *problème atto-fox* en forçant la disparition de l'espèce  $x$  lorsque la densité associée s'approche relativement près de la valeur 0.

### 4.1 Le seuil d'extinction

« Une population est constituée d'individus en nombres entiers. »<sup>17</sup> Considérons  $\omega$  : le nombre d'individus que représente une unité de  $x$ . Afin de donner plus de sens à notre modèle, nous allons instorer ceci :

- si  $\exists t \in [0, +\infty[$  tel que  $\omega x(t) \leq 1000$ , alors il y a extinction de l'espèce  $x$ .

Jusqu'à la fin du document, nous allons supposer que 1000 représente le seuil d'extinction.

Ajoutons cette nouvelle hypothèse à notre modèle.

Le voici sous sa forme itérative :

$$\begin{cases} x(t+dt) = x(t) + dt \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(1-x) - \frac{x}{e+x}y \right) & \text{si } \omega x(t) > 1000, \\ x(t+dt) = 0 & \text{sinon,} \\ y(t+dt) = y(t) + dt \left( \frac{x}{e+x} - \delta \right) y. \end{cases}$$

**Remarque 4.1.1.** Notons que cette forme itérative est appelée *schéma d'Euler*, et que les simulations illustrées dans ce document ont été réalisées à l'aide de ce schéma avec  $dt = 0.001$ .

Prenons en compte les mêmes paramètres et la même trajectoire utilisée à la simulation de la section précédente, et simulons avec ce nouveau modèle.

**Simulations avec :**  $r = 2$ ,  $c = 0.075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$

Pour les deux simulations qui suivent, nous considérons la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$ .

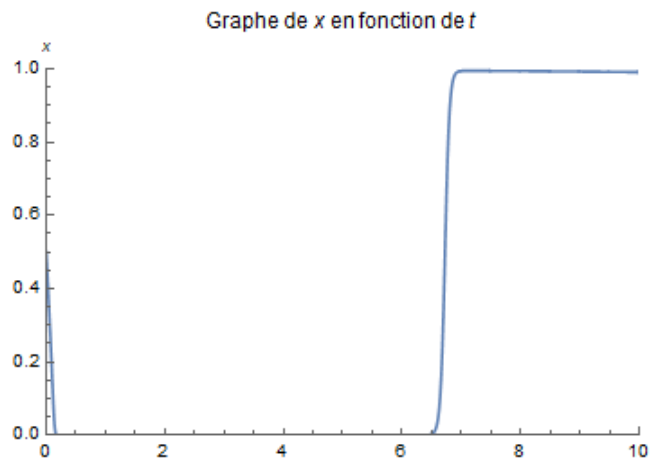


FIGURE 12 – Pour  $\omega = 10 \times 10^{39}$ , la courbe frôle l'axe  $x = 0$ , puis remonte.

<sup>17</sup>. source [4], p. 141

Pour  $\omega = 10 \times 10^{39}$ , nous constatons qu'il n'y a pas extinction de l'espèce  $x$  entre les temps 0 et 10.

Cela est dû au fait que :

$$10 \times 10^{39} \times 5.18 \times 10^{-36} = 5180 > 1000.$$

$\omega$  multiplié par la variable  $x$  est strictement au-dessus du seuil d'extinction entre les temps 0 et 10, car il en est de même pour  $\omega$  multiplié par le minimum local de  $x$  qui se trouve entre les temps 0 et 10.

Par contre, pour  $\omega = 10 \times 10^{38}$ , d'après la simulation ci-dessous, il semblerait y avoir extinction de l'espèce  $x$  entre les temps 0 et 10. En effet, la variable  $x$  ne croît plus entre les temps 6 et 8.

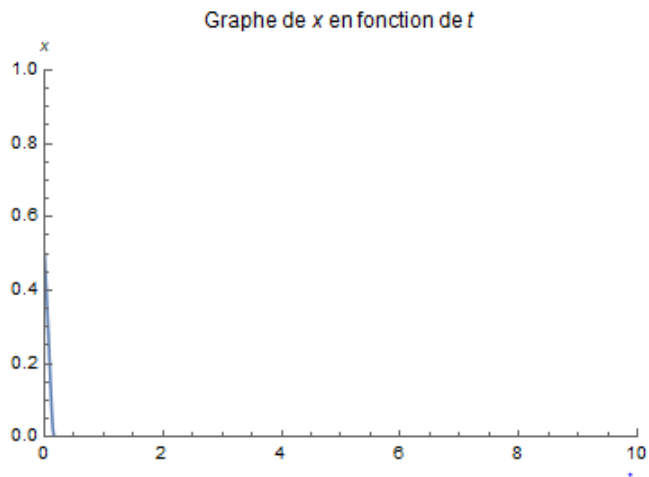


FIGURE 13 – Pour  $\omega = 10 \times 10^{38}$ , la courbe vient s'écraser sur 0, puis ne remonte pas.

En fait, nous pouvons affirmer l'extinction, car cette fois-ci :

$$10 \times 10^{38} \times 5.18 \times 10^{-36} = 518 < 1000.$$

Le premier minimum local étant entre les temps 0 et 10, et via l'inégalité ci-dessus, nous avons :

$$\exists t \in [0, 10], \text{ tel que } x(t) = 0.$$

## 4.2 Le domaine de persistance

A la section précédente, nous avons vu qu'en présence d'un cycle-limite l'ajout d'un seuil d'extinction pouvait provoquer à terme l'annulation de la densité  $x$  d'une trajectoire. Mais nous avons également vu que l'ajout de ce seuil n'avait pas forcément d'impact sur la persistance d'une trajectoire. D'où la question suivante :

- Quelles sont les trajectoires persistantes sous l'introduction d'un seuil d'extinction ?

Afin de répondre au questionnement émis, commençons par définir ce qu'est le domaine de persistance.

**Définition 4.2.1.** « Le domaine de persistance est l'ensemble des conditions initiales pour lesquelles les trajectoires issues sont persistantes. »<sup>18</sup>

<sup>18</sup>. source : [5]

Considérons des valeurs de paramètres pour lesquelles notre modèle possède un cycle-limite.

Dans ce qui suit, nous représenterons à chaque fois le domaine de persistance par des hachures.

Schématisons, puis commentons :

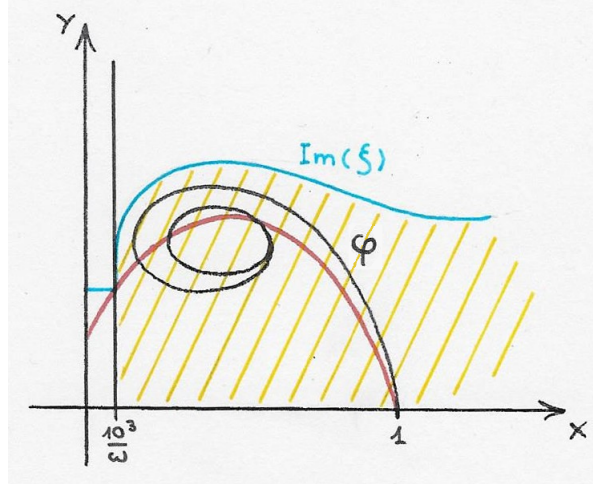


FIGURE 14 – Premier cas

Sur la Figure 14, nous avons tracé l'image de  $\xi$  l'unique solution maximale tangente à la droite  $x = \frac{10^3}{\omega}$ . Via le *Théorème de Cauchy-Lipschitz* et le fait que  $x = \frac{10^3}{\omega}$  est à gauche du cycle-limite, une telle solution existe et est effectivement unique. De plus, notons que son point de tangence avec la droite est le point d'intersection de la droite avec le graphe de la fonction quadratique  $f$ . En effet, sans la présence du seuil d'extinction, c'est à partir de ce moment là que  $\xi$  se dirigerait vers la droite.

Dans le schéma, nous avons également tracé la trajectoire  $\varphi$  correspondant à la variété instable émergeant de  $(K, 0) = (1, 0)$  à valeurs dans  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ . Pour le premier cas de figure, nous avons tracé la droite  $x = \frac{10^3}{\omega}$  strictement à gauche de  $\varphi$ . Via l'unicité des solutions, nous obtenons que toute trajectoire issue du domaine hachuré (strictement à droite de  $x = \frac{10^3}{\omega}$  et strictement en dessous de  $\xi$ ) est persistante. En ce qui concerne toutes les autres trajectoires, par l'unicité des solutions, elles finiront par atteindre l'axe  $x = \frac{10^3}{\omega}$ , ce qui implique la non persistance de ces trajectoires.

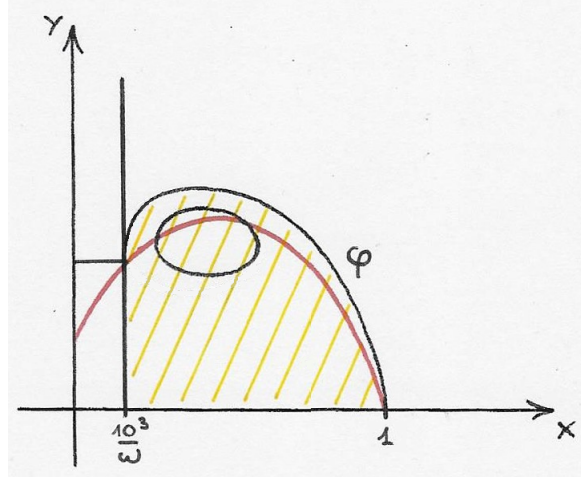


FIGURE 15 – Deuxième cas

Sur la Figure 15, nous avons à nouveau considéré  $\varphi$ . Cette fois-ci, c'est  $\varphi$  qui est tangente à  $x = \frac{10^3}{\omega}$ .  $\varphi$  est donc non persistante. Par l'unicité des solutions, les trajectoires issues du domaine hachuré (strictement à droite de  $x = \frac{10^3}{\omega}$  et strictement en dessous de  $\varphi$ ) sont persistantes. Toutes les autres ne le sont pas.

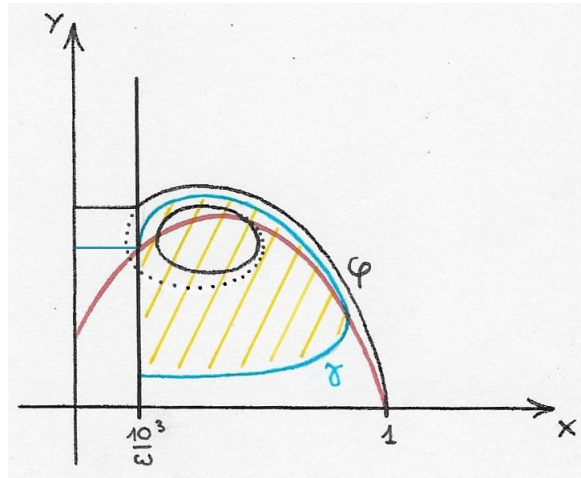


FIGURE 16 – Troisième cas

Sur la Figure 16, la droite  $x = \frac{10^3}{\omega}$  intersecte  $\varphi$  deux fois. Notons qu'elle se trouve strictement à gauche du cycle-limite. Dans ce cas de figure, la trajectoire  $\gamma$  tangente à la droite est celle qui émerge de la droite en dessous de l'ordonnée de la deuxième intersection de  $\varphi$  avec la droite, et le domaine de persistante est strictement à droite de  $x = \frac{10^3}{\omega}$  et strictement à l'intérieur de la trajectoire  $\gamma$ .

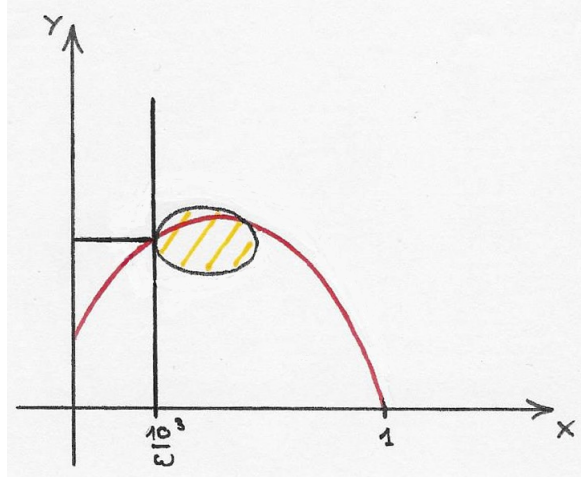


FIGURE 17 – Quatrième cas

Sur la Figure 17, la droite  $x = \frac{10^3}{\omega}$  intersecte le cycle-limite de façon tangentielle à gauche. La trajectoire constituant le cycle-limite est donc non persistante. Par contre, toutes les trajectoires qui spiralent à l'intérieur du cycle-limite le sont.

Finalement, dès que la droite coupe le cycle-limite en deux points, ou se trouve à droite du cycle-limite, le domaine de persistance est vide. Cela est dû au fait que les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  convergent vers le cycle-limite, ce qui implique que tôt ou tard elles croiseront la droite.

**Remarque 4.2.2.** *Pour réaliser la section 4.2, je me suis inspiré de la source [5].*

### 4.3 Le bruit démographique

Nous avons vu que le fait d'ajouter à notre modèle l'hypothèse sur le seuil d'extinction améliore la qualité du modèle en terme de prédiction de la réalité lorsqu'il s'agit de modéliser une population qui s'éteint une fois un seuil atteint.

En ajoutant cette hypothèse à notre modèle, nous avons donc fait un pas en avant. Faisons-en un deuxième en considérant des petites fluctuations aléatoires afin de prendre en compte le caractère discret d'une population d'individus. Pour ce faire, nous allons considérer un nouveau modèle qui aura la propriété d'être approximé par la version itérative du modèle RMA.

Le voici<sup>19</sup> :

$$\begin{cases} x(t+dt) = x(t) + dt \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(t)(1-x(t)) - \frac{x(t)}{e+x(t)}y(t) \right) + \frac{1}{\sqrt{\omega}} W_t \sqrt{dt} & \text{si } \omega x(t) > 1000, \\ x(t+dt) = 0 & \text{sinon,} \\ y(t+dt) = y(t) + dt \left( \frac{x(t)}{e+x(t)} - \delta \right) y(t) + \frac{1}{\sqrt{\omega}} W_t \sqrt{dt} & \text{si } \omega y(t) > 1000, \\ y(t+dt) = 0 & \text{sinon,} \end{cases}$$

où  $W_t$  est une variable Gaussienne de moyenne 0 et d'écart type 1.

<sup>19</sup>. source : [4], p. 146



Dans ce qui suit, nous appellerons ce modèle : le modèle RMA bruité.

Notons qu'en considérant l'espérance mathématique, nous obtenons bien que le modèle RMA bruité approxime la version itérative du modèle RMA (classique) en terme de moyenne<sup>20</sup> lorsque  $\omega y(t) > 1000$  et  $\omega x(t) > 1000$  :

$$\begin{cases} \mathbb{E}[x(t+dt)] &= \mathbb{E}[x(t)] + dt \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(t)(1-x(t)) - \frac{x(t)}{e+x(t)}y(t) \right), \\ \mathbb{E}[y(t+dt)] &= \mathbb{E}[y(t)] + dt \left( \frac{x(t)}{e+x(t)} - \delta \right) y(t), \end{cases}$$

A propos de l'exemple que nous traitons depuis le début du chapitre 3, d'après *Wolfram Mathematica 11.3*, pour le modèle RMA bruité construit avec avec :  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$ , en considérant  $\omega = 10^{69}$ , il peut y avoir extinction de la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$ . Il faudrait donc qu'une unité de  $x$  vaille plus de  $10^{69}$  pour éviter l'extinction, alors que pour le modèle construit uniquement avec le seuil,  $10 \times 10^{39}$  suffisait. Nous constatons donc l'importance de prendre en compte le bruit démographique pour éviter d'être surpris par une éventuelle extinction.

**Remarque 4.3.1.** *Pour plus de détails quant à l'obtention de ce modèle, se référer à l'annexe "Processus de vie et de mort".*

---

20. source : [1]

## 5 Analyse des trajectoires

Dans cette section, nous allons voir quelles allures ont les trajectoires du modèle RMA lorsque la valeur  $\varepsilon$  prend des valeurs très proche de 0, ainsi que leur sensibilité à la variation de  $\delta$ . Pour ce faire, nous allons considérer le modèle RMA :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(1-x) - \frac{x}{e+x}y \right), \\ \frac{dy}{dt} &= \left( \frac{x}{e+x} - \delta \right) y, \end{cases}$$

où  $r, e, \varepsilon, \delta > 0$ .

### 5.1 Schématisation des trajectoires et simulations

Considérons les valeurs de paramètre suivantes :  $r = 2$ ,  $c = 0.05$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.9$ .  
On a :

$$\delta = 0.9 < 0.90909 = \frac{1}{1+0.1} = \frac{1}{1+e}.$$

De plus :

$$\frac{\delta e}{1-\delta} = \frac{0.9 \times 0.1}{1-0.9} = 0.9 > 0.45 = \frac{1-0.1}{2} = \frac{1-e}{2}.$$

En reprenant les notations mises en place au chapitre 3, via la proposition 3.1.5., on a que les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  converge vers  $E$ . Après calculs, on obtient :

$$E = (0.9, 0.2),$$

et :

$$P = (0.45, 0.605).$$

Le graphe de  $f$  coupe l'axe  $x = 0$  au point :  $(0, f(0)) = (0, re) = (0, 0.2)$ .

En utilisant la *formule de Viète*, et en considérant la racine positive de  $f(x) = 0$ , nous obtenons que  $f$  coupe la partie positive de l'axe  $y = 0$  au point :  $(1, 0)$ .

Grâce aux éléments mis en évidence ci-dessus, tentons de schématiser les trajectoires suivantes via un croquis fait à la main :

- trajectoire issue de  $a = (1.5, 0.8)$ ,
- trajectoire issue de  $b = (1.5, 0.4)$ ,
- trajectoire issue de  $c = (1.5, 0.2)$ ,
- trajectoire issue de  $d = (1.5, 0.1)$ ,
- trajectoire issue de  $e = (0.25, 0.15)$ .

Voici le croquis :

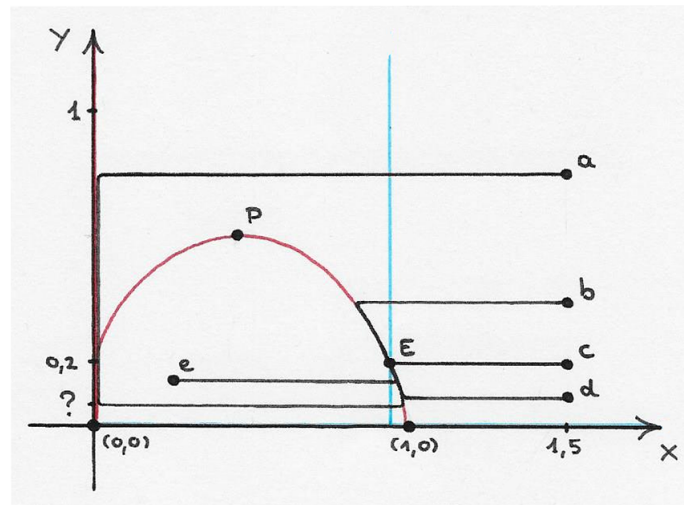


FIGURE 18 – Nous constatons des trajectoires peu flexibles.

Afin de mieux comprendre pourquoi les trajectoires ont été dessinées ainsi, contentons nous d'expliquer le cas de la trajectoire issue de  $a$  :

Le point  $a$  se trouve au dessus du graphe de  $f$ , on a donc :  $\frac{dx}{dt}(0) < 0 \Rightarrow$  la trajectoire va se diriger vers la gauche. Comme  $\varepsilon \ll 1$ ,  $\frac{dx}{dt}$  est très grand (négativement) relativement à  $\frac{dy}{dt}$ , ce qui implique que la trajectoire va se déplacer de façon horizontale. Comme

l'ordonnée de  $a$  est bien plus grande que l'ordonnée du point  $P$ , la trajectoire va passer par dessus le point culminant du graphe de  $f$  jusqu'à atteindre l'axe  $x = 0$  à une hauteur à peu près égale à l'ordonnée du point  $a$ . Notons que, par l'unicité des solutions, la trajectoire ne touche pas l'axe  $x = 0$ . En effet, le système possède une solution contenue

dans l'axe  $x = 0$ . Lorsque la trajectoire est très près de l'axe  $x = 0$ ,  $\frac{dy}{dt}$  va prendre l'ascendant sur  $\frac{dx}{dt}$ , ce qui implique que la trajectoire va descendre le long de l'axe

$x = 0$ . Cette descente est dû au fait que la trajectoire se trouve à ce moment là à gauche de l'isocline des  $y$  (droite bleu), ce qui implique  $\frac{dy}{dt} < 0$ . Après être passée en-dessous de l'ordonnée 0.2, la trajectoire se trouve alors en dessous du graphe de  $f$ , ce qui

implique  $\frac{dx}{dt} > 0$ . En descendant,  $\frac{dx}{dt}$  va prendre à son tour l'ascendant sur  $\frac{dy}{dt}$ , ce qui implique un détachement de la trajectoire de l'axe  $x = 0$ . Notons que nous ne savons pas à quel moment cet événement a lieu. Suite à cela, la trajectoire continue sa route horizontalement, traverse l'isocline des  $y$ , puis atteint le graphe de  $f$ . A ce moment là,  $\frac{dy}{dt} > 0$ . De plus,  $\frac{dy}{dt}$  prends l'ascendant sur  $\frac{dx}{dt}$ , ce qui implique que la trajectoire traverse le graphe de  $f$ . La trajectoire longe alors le graphe de  $f$  jusqu'à atteindre le point d'équilibre  $E$ .

Qu'en est-il des vraies trajectoires simulées à l'aide de l'ordinateur ?

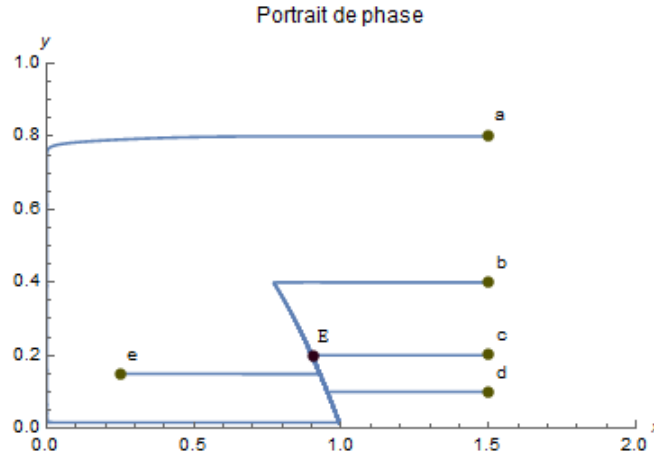


FIGURE 19 – Nous constatons une similitude avec la Figure 18.

**Remarque 5.1.1.** Dans cet exemple, nous décelons un problème *atto-fox* pour la trajectoire issue de  $a$ . En effet, la valeur minimal atteinte par la variable  $x$  vaut :  $1.029 \times 10^{-32}$ . Nous avons vu au chapitre 4 que nous pouvions considérer le seuil d'extinction et le bruit démographique pour analyser plus finement une telle trajectoire. Nous ne le ferons pas pour celle-ci, car son analyse est similaire à celle déjà réalisée.

Notre schéma fait à la main est quasi équivalent au résultat de la simulation faite à l'ordinateur. En effet, mis à part le détachement de l'axe  $x = 0$  de la trajectoire issue de  $a$ , les tracés semblent correspondre.

Notons que pour réaliser une telle schématisation, en plus des hypothèses faites, il faut que l'ordonnée des conditions initiales soit relativement différente de l'ordonnée du point culminant du graphe de  $f$ . Simulons pour montrer l'importance de cette dernière hypothèse :

Voici la trajectoire issue de  $(1.5, 0.636)$  :

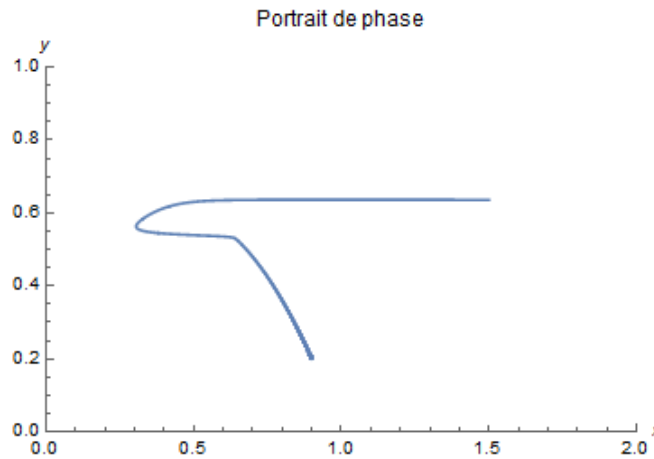


FIGURE 20 – Nous constatons que la trajectoire passe par dessus le point  $P$ , puis fait demi-tour sans atteindre l'axe  $x = 0$ .

Nous constatons que l'ordonnée de la condition initiale est supérieure à l'ordonnée du point  $P$ , et pourtant la trajectoire n'atteint pas l'axe  $x = 0$ . Cela est dû au fait que  $\varepsilon$  n'est pas suffisamment petit pour que  $\frac{dx}{dt}$  garde l'ascendant sur  $\frac{dy}{dt}$ .

Voici à nouveau la trajectoire issue de  $(1.5, 0.636)$  :

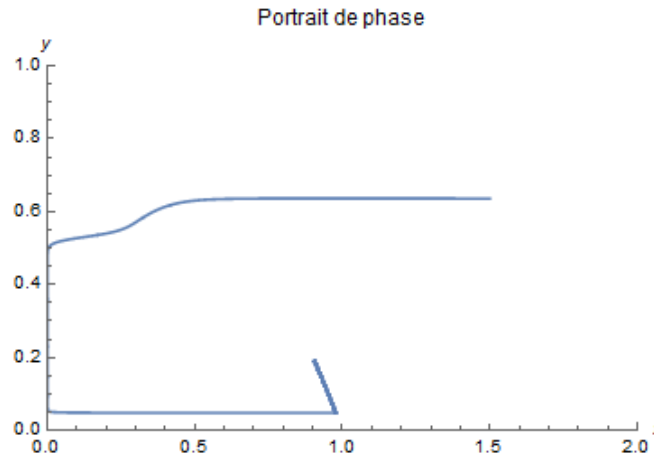


FIGURE 21 – Nous constatons que la trajectoire passe par dessus le point  $P$  jusqu'à atteindre l'axe  $x = 0$ .

Dans la simulation ci-dessus, nous avons cette fois-ci considéré :  $\varepsilon = 0.0499$ . Nous constatons donc qu'une petite variation de  $\varepsilon$  peut drastiquement changer l'allure de la trajectoire issue de  $(1.5, 0.636)$ . Analysons la trajectoire de plus près en considérant le bruit démographique.

**Remarque 5.1.2.** *Notons que les isoclines restent inchangées sous modification de  $\varepsilon$ .*

### Simulation bruitée avec $\varepsilon = 0.05$

Nous avons réalisé 10 simulations avec  $\omega = 10^7$ , et 2 d'entre elles étaient non persistantes entre les temps 0 et 100. Voici le résultat d'une des simulations non persistante :

Voici la trajectoire issue de  $(1.5, 0.636)$  :

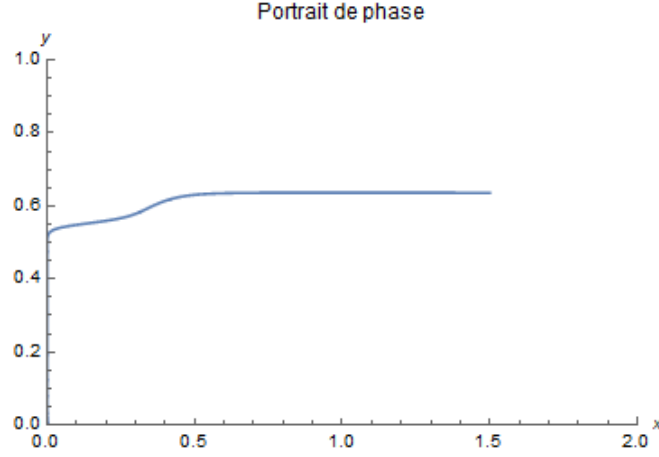


FIGURE 22 – Pour  $\omega = 10^7$ , la trajectoire vient s'écraser contre l'axe  $x = 0$ .

A priori, nous n'avons pas de *problème atto-fox* avec la valeur  $\varepsilon = 0.05$ , mais nous constatons qu'en considérant le bruit démographique, la trajectoire peut s'écraser contre l'axe  $x = 0$ .

### Bilan

Lorsque  $\varepsilon \ll 1$ ,  $\delta < \frac{1}{1+e}$ ,  $\frac{\delta e}{1-\delta} > \frac{1-e}{2}$ , et l'ordonnée des conditions initiales est relativement différente de celle du point  $P$ , nous pouvons facilement schématiser les trajectoires à la main sans l'aide d'un ordinateur. Par contre, lorsque l'ordonnée des conditions initiales est relativement proche de celle du point  $P$ , la schématisation est plus délicate. En plus de cela, les trajectoires issues peuvent être très sensibles à la variation de  $\varepsilon$ . Dans ces cas là, il vaudrait donc mieux considérer le bruit démographique pour éviter d'être surpris par une éventuelle extinction.

Pouvons nous aussi facilement schématiser les trajectoires lorsque  $\frac{\delta e}{1-\delta} < \frac{1-e}{2}$  ?

La réponse est non, les trajectoires issues d'un tel modèle convergent vers un cycle-limite. Nous ne savons rien de l'allure de ce cycle-limite. D'où la difficulté de schématiser.

## 5.2 Sensibilité des trajectoires

Dans ce qui suit, nous allons voir qu'une infime variation de  $\delta$  peut également modifier l'allure des trajectoires<sup>21</sup>.

Fixons les valeurs  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.04$ ,  $e = 0.2$ , et considérons le modèle RMA associé à ces valeurs ainsi que  $\gamma$  la trajectoire solution de ce système de conditions initiales  $(1, 0.2)$ . Nous allons exclusivement nous intéresser au comportement de  $\gamma$ .

21. source : [4], p.130

### Sensibilité de $\gamma$ à la variation de $\delta$

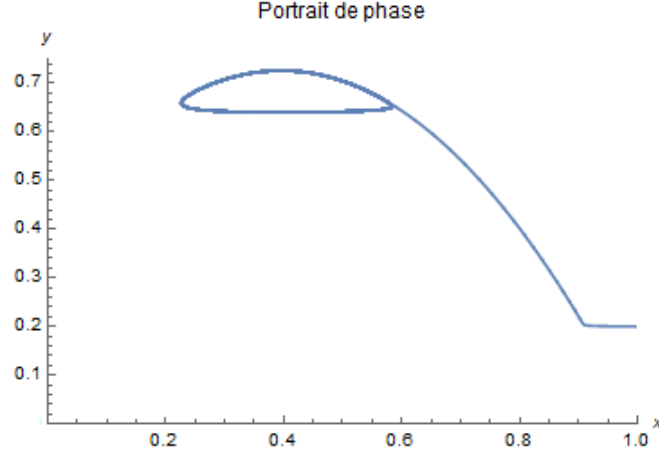


FIGURE 23 – Pour  $\delta = 0.66446$ , nous constatons un "petit cycle".

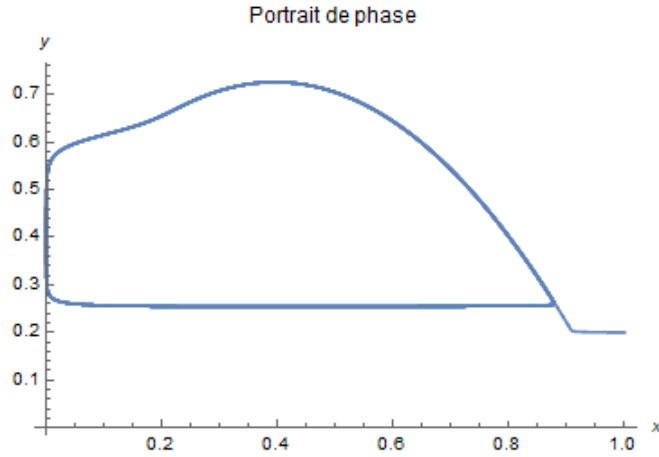


FIGURE 24 – Pour  $\delta = 0.66445$ , nous constatons un "grand cycle".

Les simulations présentées ci-dessus ont été réalisées dans l'intervalle de temps allant de 0 à 100.

A propos de la simulation de la Figure 23, le plus petit minimum local atteint par  $x$  entre les temps 0 et 100 vaut  $2.26694 \times 10^{-1}$ . Si  $\omega > 10^4$ , il y a persistance entre les temps 0 et 100, car :

$$\frac{1000}{\omega} < \frac{1}{10} = 0.1 < 2.26694 \times 10^{-1}.$$

Par contre, pour la simulation de la Figure 24, le plus petit minimum local atteint par  $x$  entre 0 et 100 vaut  $6.87579 \times 10^{-5}$ . Cete fois-ci, le minimum est plus petit. Pour éviter l'extinction de l'espèce  $x$ , il faudrait qu'une unité de  $x$  vaille plus de :

$$\frac{1000}{6.87579 \times 10^{-5}} = 1.45438 \times 10^7.$$

**Remarque 5.2.1.** La valeur  $\delta$  pour laquelle il y a un "petit cycle" s'appelle valeur à petit canard, et la valeur  $\delta$  pour laquelle il y a un "grand cycle" s'appelle valeur à grand canard. Ces valeurs ont été trouvées via dichotomie à l'aide de simulations.

### Bilan

Grâce aux figures ci-dessus, nous pouvons voir qu'une infime variation de  $\delta$  peut drastiquement changer l'allure de la trajectoire  $\gamma$ . Cela implique que pour certaines valeurs de  $\omega$ , une légère perturbation de  $\delta$  pourrait mettre en péril la persistance de  $\gamma$ . En effet, par exemple, pour  $\omega = 10^6$ , si  $\delta$  passe de 0.66446 à 0.66445, il y a extinction de l'espèce  $x$ .

### Simulations bruitées avec $\delta = 0.66446$

Pour  $\omega = 10^{10}$ , il semblerait y avoir persistance lorsque  $\delta = 0.66446$ . En effet, après avoir réalisé 10 simulations avec ces valeurs, il n'y a pas eu d'extinction. En voici une d'entre elles :

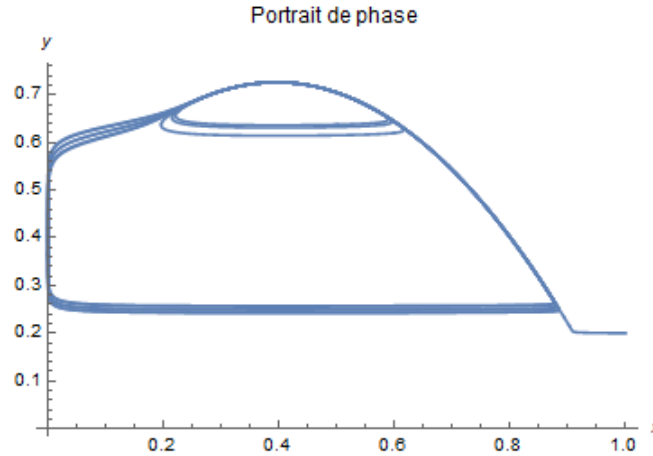


FIGURE 25 – Pour  $\omega = 10^{10}$ , nous constatons des oscillations entre petits et grands cycles.

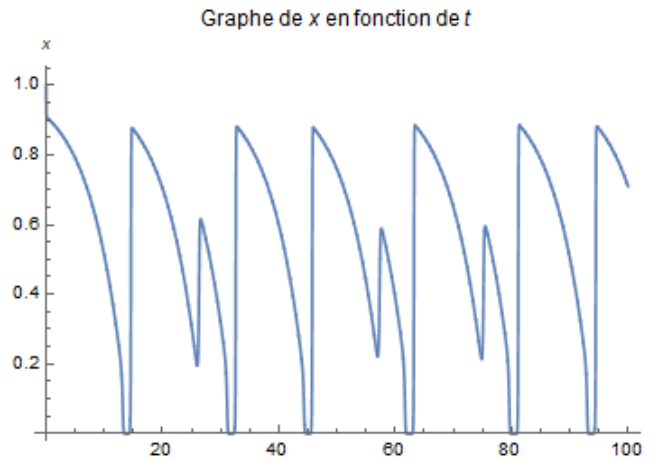


FIGURE 26 – Pour  $\omega = 10^{10}$ , nous constatons des petites et grandes oscillations.



Nous constatons qu'en ajoutant du bruit, la trajectoire  $\gamma$  passe d'un cycle à l'autre. Entre les temps 0 et 100, le plus petit minimum local atteint par  $x$  pour la simulation ci-haut vaut  $1.49867 \times 10^{-5}$ . Nous avons bien :

$$1.49867 \times 10^{-5} \times \omega = 1.49867 \times 10^{-5} \times 10^{10} = 1.49867 \times 10^5 > 1000,$$

ce qui implique la persistance.

Pour  $\omega = 10^9$ , cette fois, la trajectoire pourrait ne pas être persistante. En effet, parmi 10 simulations réalisées avec cette valeur de  $\omega$ , 2 d'entre elles étaient non persistantes. Voici une des simulations non persistante :

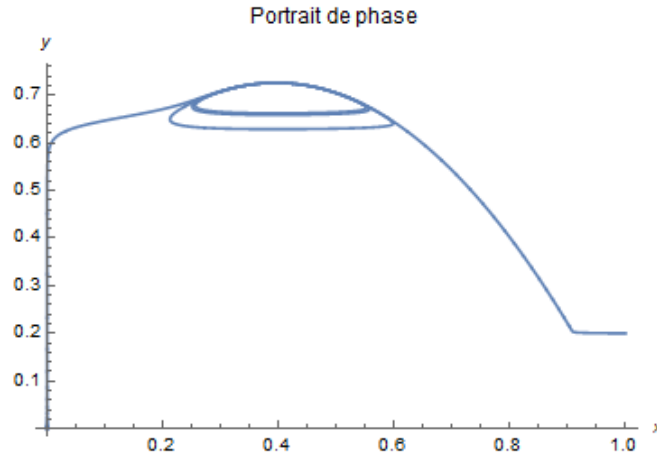


FIGURE 27 – Pour  $\omega = 10^9$ , nous constatons un cycle, puis un écrasement de la trajectoire contre l'axe  $x = 0$ .

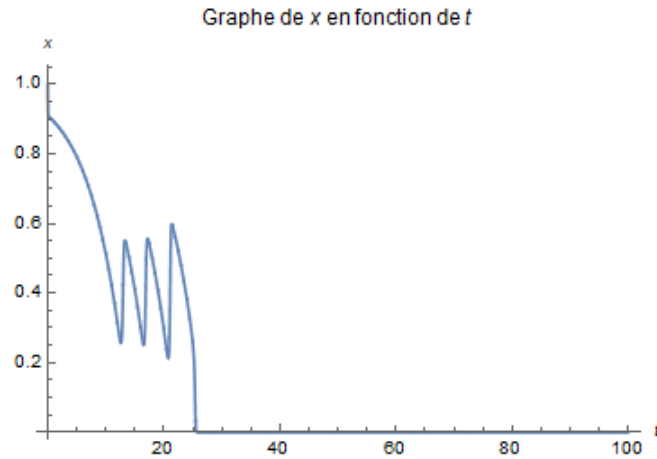


FIGURE 28 – Pour  $\omega = 10^9$ , nous constatons des petites oscillations, puis une annulation du graphe de  $x$ .

Nous constatons que la variable  $x$  a franchi le seuil d'extinction, ce qui implique que si nous considérons le bruit démographique, il faudrait que  $\omega$  vale au moins  $10^{10}$  pour éviter une extinction de l'espèce  $x$ .

## Bilan

Nous constatons à nouveau, comme nous l'avons déjà constaté à la fin du chapitre 3, l'importance de considérer le bruit démographique dans notre modèle. En effet, alors que  $\gamma$  semblait être à l'abris d'une éventuelle extinction, le fait d'avoir ajouté du bruit au modèle RMA a provoqué un écrasement de la trajectoire contre l'axe  $x = 0$ . Grâce aux figures ci-dessus, nous pouvons voir que si nous considérons le bruit démographique, il faudrait que  $\omega$  vaille au moins  $10^{10}$  pour éviter une extinction de l'espèce  $x$ .

## 5.3 Le taux de mortalité cosinusoidal

Jusqu'à présent, nous avons considéré  $\delta$  fixe. Faisons le varier. C'est quelque chose qui pourrait survenir dans la réalité<sup>22</sup>. En effet, les saisons, par exemple, pourraient faire varier  $\delta$  de façon périodique. Considérons donc  $\delta$  de la façon suivante :

$$\delta(t) = 0.66446 + 0.1(1 + \cos(0.1t)).$$

### Simulations non bruitée

Pour la valeur  $\omega = 10^4$ , il y a persistance entre les temps 0 et 500. Voici le résultat d'une simulation non bruitée avec cette valeur :

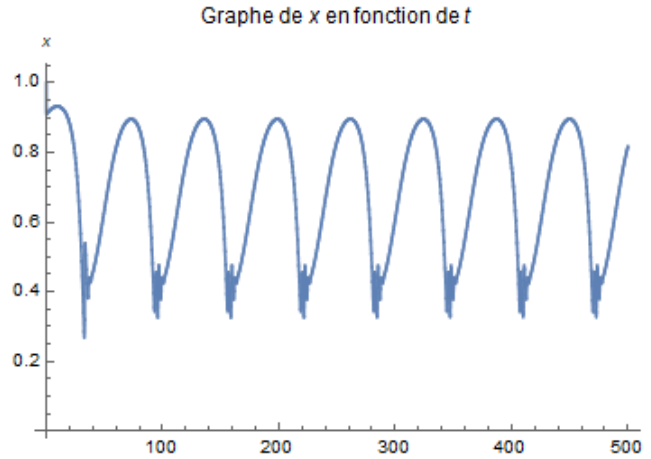


FIGURE 29 – Le graphe est constitué d'une oscillation persistante.

La persistance est due au fait que le plus petit minimum local de  $x$  entre les temps 0 et 500 vaut 0.268318, et :

$$\frac{1000}{\omega} = \frac{1}{10} = 0.1 < 0.268318.$$

Par contre, pour  $\omega = 10^3$ , il y a extinction directe.

En effet :

$$\frac{1000}{\omega} = \frac{1}{1} = 1 = x_0 \not> \frac{1000}{\omega}.$$

Pour être plus précis, tant que :

$$\omega > \frac{1000}{0.268318} = 3726.91,$$

---

22. source : [4], p. 150

la trajectoire est persistante entre les temps 0 et 500.

### Simulations bruitées

Pour la valeur  $\omega = 10^{10}$ , il semblerait que la trajectoire soit persistante entre les temps 0 et 500. En effet, 10 simulations ont été réalisées avec cette valeur, et les 10 étaient persistantes entre les temps 0 et 500. En voici une d'entre elles :

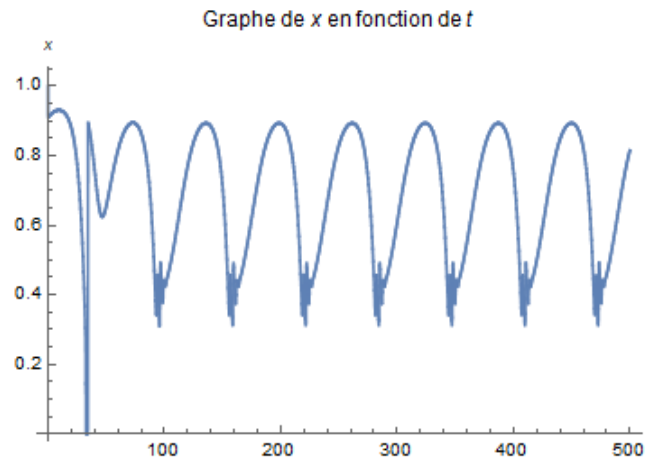


FIGURE 30 – Pour  $\omega = 10^{10}$ , le graphe est constitué d'une oscillation persistante.

Sur la Figure 30, nous pouvons voir que malgré le fait que le premier minimum local de  $x$  puisse atteindre des valeurs extrêmement petite ( $4.75859 \times 10^{-7}$ ), le graphe de  $x$  ne s'annule pas.

En ce qui concerne la Figure 31 ci-dessous, nous constatons l'extinction rapide de l'espèce  $x$  lorsque  $\omega = 10^9$ .

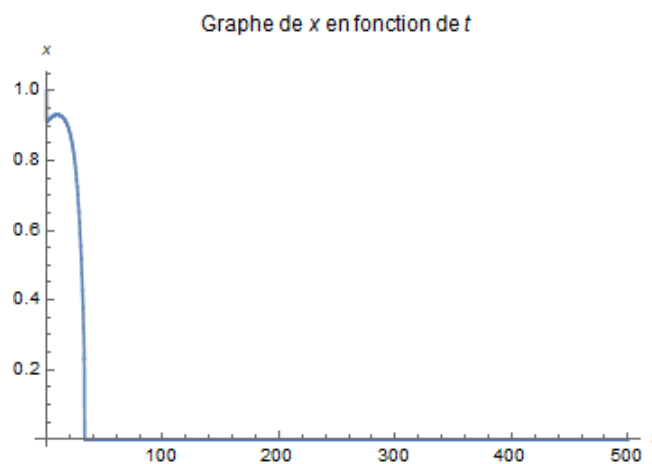


FIGURE 31 – Pour  $\omega = 10^9$ , le graphe s'écrase en  $x = 0$ .

## Bilan

En prenant en compte le bruit démographique, il faudrait qu'une unité de  $x$  représente environ  $10^{10}$  individus pour éviter une éventuelle extinction. Si elle représente moins, l'extinction pourrait avoir lieu.

**Remarque 5.3.1.** *Pour réaliser les sections 5.2 et 5.3, je me suis inspiré du chapitre 4 de la source [4].*

## 6 La persistance forcée

Dans le chapitre 4, nous avons vu que nous pouvions remédier au *problème atto-fox* en introduisant un seuil d'extinction, ou en considérant le bruit démographique. Dans ce chapitre, nous allons considérer un autre point de vue. Pour remédier au *problème atto-fox*, au lieu de provoquer une extinction lorsque la variable  $x$  devient trop petite, nous allons, cette fois-ci, faire en sorte de maintenir  $x$  éloignée de valeurs trop faibles. Pour ce faire, nous allons dans un premier temps considérer l'effet de l'immigration, puis l'effet refuge.

### 6.1 L'immigration

Supposons que les proies peuvent migrer<sup>23</sup>. Pour être plus précis, considérons l'immigration. Nous verrons que cette supposition va avoir un impact sur la valeur minimal atteinte par la variable  $x$ . En particulier, sur son premier minimum local.

Afin de représenter une telle population, considérons le modèle suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(1-x) - \frac{x}{e+x}y \right) + I, \\ \frac{dy}{dt} &= \left( \frac{x}{e+x} - \delta \right) y, \end{cases}$$

où  $r, e, \varepsilon, \delta, I > 0$ .

Pour ce modèle, tout comme pour le modèle RMA classique, sous certaines conditions, nous avons l'existence d'un cycle-limite. Il s'avère que si nous considérons les valeurs de paramètre utilisées pour réaliser les simulations du chapitre 3, pour  $I = 0.0001$  et  $I = 1$ , la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$  tend vers un cycle-limite.

**Simulations avec :**  $r = 2$ ,  $c = 0.075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$

Voici la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$  :

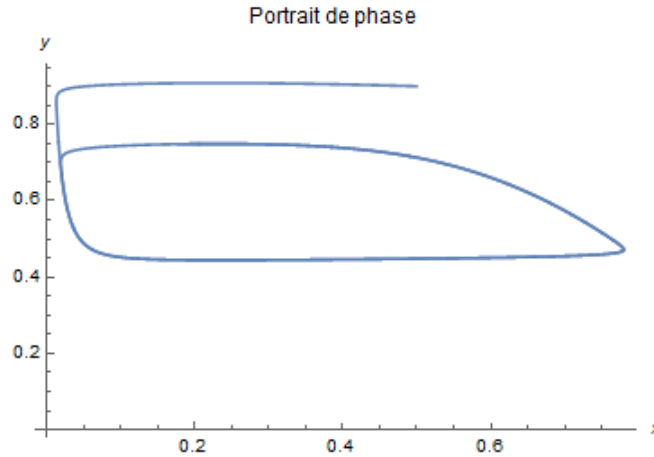


FIGURE 32 – Pour  $I = 1$ , nous constatons un décollement de la trajectoire par rapport à l'axe  $x = 0$ .

23. source : [6]

La valeur minimale atteinte par  $x$  vaut :  $1.33665 \times 10^{-2}$ .

Voici à nouveau la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$  :

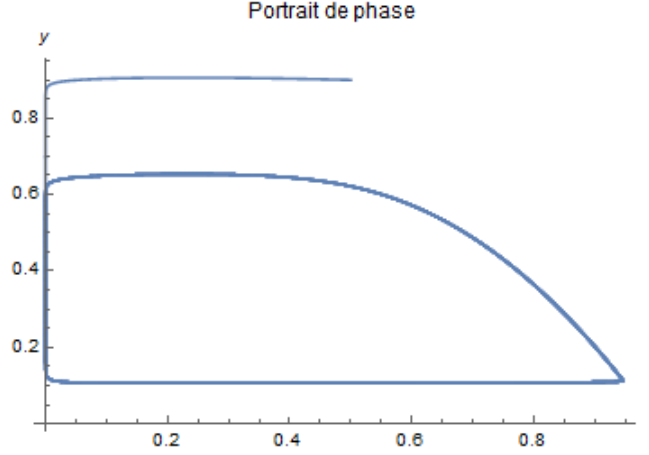


FIGURE 33 – Pour  $I = 0.0001$ , la trajectoire frôle l'axe  $x = 0$ .

La simulation illustrée ci-dessus est quasi semblable à celle illustrée à la Figure 10. Par contre, la valeur du premier minimum local est, cette fois-ci, bien plus grande. En effet, d'après l'ordinateur, nous avons :  $1.24781 \times 10^{-6}$ . La considération de l'immigration, même pour une valeur de  $I$  plutôt faible, permet donc d'éviter que la valeur  $x$  ne prenne des valeurs trop faibles.

Certes, l'ordinateur est pratique, il nous renvoie les valeurs, il suffit de les prendre en compte. Mais qu'en est-il pour se convaincre visuellement que le premier minimum local atteint par la densité  $x$  de la trajectoire simulée ci-dessus est effectivement plus grand que celui obtenu à la simulation du chapitre 3 ? Pour répondre au questionnement émis, nous allons introduire la relation "Entrée-Sortie" <sup>24</sup>.

## 6.2 La relation "Entrée-Sortie"

La capacité  $K$  du modèle vaut 1. A terme, la variable  $x$  du système sera donc comprise entre 0 et 1.

Supposons  $x_0 \in ]0, 1]$ , et considérons le changement de variable suivant :

$$\xi = \varepsilon \ln(x).$$

Ce changement de variable transforme l'intervalle  $]0, 1]$  en  $] -\infty, 0 ]$ . Il permet d'écrire le modèle RMA de la façon suivante :

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = r \left( 1 - \exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right) \right) - \frac{y}{e + \exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)}, \\ \frac{dy}{dt} = \left( \frac{\exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)}{e + \exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)} - \delta \right) y. \end{cases}$$

Nous allons voir qu'avec ce changement de variable, nous avons une meilleure visualisation de ce qu'il se passe lorsque la trajectoire frôle l'axe  $x = 0$ .

<sup>24</sup>. source : [4], p.126

**Simulation avec :**  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$

Voici la trajectoire issue de  $(\varepsilon \ln(0.5), 0.9)$  :

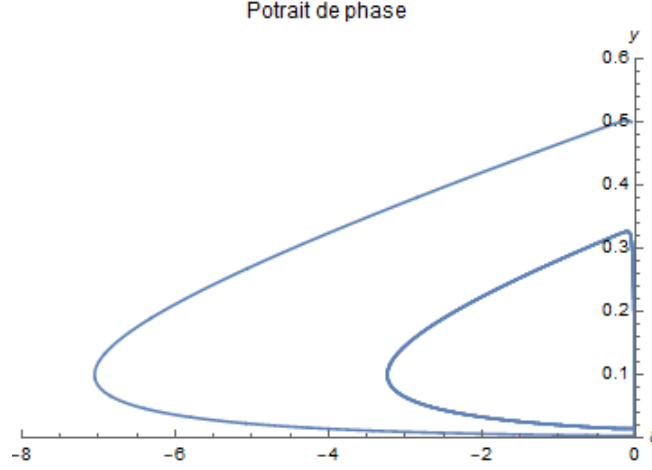


FIGURE 34 – Nous constatons un cycle.

Le premier minimum local de  $\xi$  qui avoisine la valeur  $-7$  correspond via le changement de variable avec la valeur :  $5.18 \times 10^{-36}$ . En simulant avec le changement de variable, nous avons une meilleure visualisation de ce qu'il se passe lorsque la trajectoire du modèle classique frôle l'axe  $x = 0$ . En effet, grâce à la Figure 34, nous constatons que, lorsque la variable  $x$  du modèle classique atteint son minimum, la valeur de  $y$  vaut approximativement :  $0.1$ .

A propos de l'exemple traité en considérant l'immigration avec  $I = 0.0001$ , en réadaptant le modèle, nous avons :

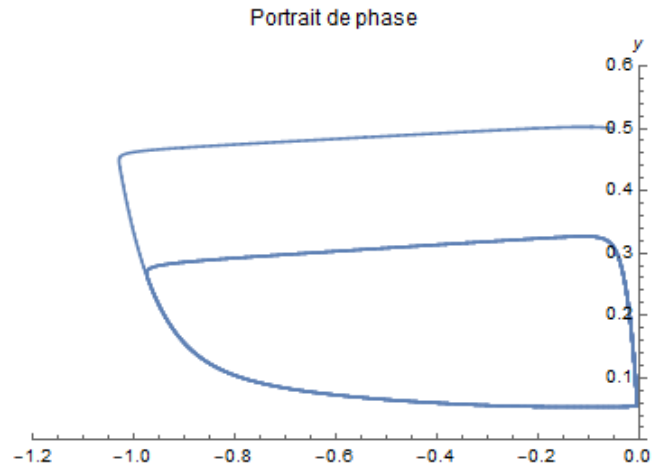


FIGURE 35 – Le premier minimum local atteint par  $\xi$  vaut à peu près :  $-1$

A priori, d'après les images des simulations réalisées sans le changement de variable, il est difficile de dire quelle trajectoire s'approche le plus de l'axe  $x = 0$ . Par contre, grâce

au changement de variable, nous remarquons maintenant que sous immigration la valeur minimale atteinte par  $x$  est bel et bien plus grande que celle sans immigration. Cela est simplement dû au fait que :  $-7 < -1$ .

**Remarque 6.2.1.** Pour un complément concernant la relation "Entrée-Sortie", se référer à l'annexe "Un estimateur de la valeur minimale atteinte par  $x$ ".

### 6.3 L'effet refuge

#### Le modèle de Lotka-Volterra

En 1925, avant la publication du modèle RMA, le modèle suivant fit son apparition :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - axy, \\ \frac{dy}{dt} = bxy - my, \end{cases}$$

où  $r, a, b, m > 0$ .

Il s'agit du modèle de Lotka-Volterra qui est, comme le modèle RMA, un modèle de proies et prédateurs.

A propos des trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$ , nous avons le résultat suivant :

**Proposition 6.3.1.** Les trajectoires du modèle de Lotka-Volterra issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  sont périodiques, c-à-d : les trajectoires issues de  $(\mathbb{R}_+^*)^2$  sont constituées d'un cycle-limite.

**Simulation avec**  $r = 0.1$ ,  $a = 0.05$ ,  $b = 0.2$ ,  $m = 0.01$

Voici la trajectoire issue de  $(0.2, 0.1)$  :

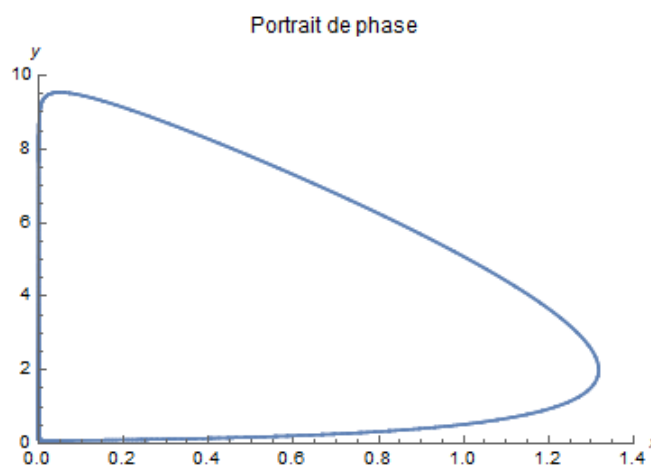


FIGURE 36 – Nous constatons un grand cycle-limite qui frôle l'axe  $x = 0$ .

La valeur minimale atteinte par la variable  $x$  vaut :  $4.70485 \times 10^{-12}$ .

Nous constatons donc que le modèle de Lotka-Volterra n'échappe pas au *problème atto-fox*.

Le biologiste soviétique Gause avait déjà remarqué ce phénomène à l'époque<sup>25</sup>.

---

25. source : [4] p.30



### Le modèle de Gause

Dans certaines populations, les proies disposent d'un seuil  $\alpha$  qui les rend immune à une éventuelle dispatition. Dans ce cas, la capacité à prélever du consommateur possède une limite. Ce phénomène porte le nom *d'effet refuge*. Pour modéliser une telle situation, Gause proposa de considérer la fonction  $\mu$  définie de la façon suivante :

$$\begin{aligned} \text{si } x > \alpha, \text{ alors : } \mu(x) &= \frac{\mu_{max}x}{e+x}, \\ \text{sinon : } \mu(x) &= 0, \end{aligned}$$

où  $\alpha, \mu_{max}, e > 0$ .

En s'inspirant du modèle de Lotka-Volterra, il construisit le modèle suivant pour remédier au *problème atto-fox*. Le voici sous sa forme itérative :

$$\begin{cases} x(t+dt) &= x(t) + dt \left( rx(t) - \frac{1}{Y} \mu(x(t))y(t) \right), \\ y(t+dt) &= y(t) + dt (\mu(x(t)) - m)y(t) \end{cases}$$

où  $\alpha, r, e, m, Y > 0$ .

La variable  $Y$  est un terme qui exprime le rendement.

Supposons :  $\mu_{max} = Y = 1$ .

Nous constatons alors que le modèle de Gause correspond à peu près avec le modèle de Lotka-Volterra construit avec  $a = b = 1$ . En effet, le modèle de Gause via la supposition faite ci-dessus s'écrit alors :

$$\begin{cases} x(t+dt) &= x(t) + dt (rx(t) - \mu(x(t))y(t)), \\ y(t+dt) &= y(t) + dt (\mu(x(t)) - m)y(t). \end{cases}$$

La différence entre les deux modèles se situe au niveau des termes  $x$  de prélèvement et de restitution par les prédateurs qui ont été remplacés par la fonction  $\mu$ .

Dans ce qui suit, nous allons voir via deux simulations que de façon structurelle, ce modèle échappe au *problème atto-fox*. Mais nous allons également constater que les résultats émis sur les ensembles oméga-limites du modèle de Lotka-Volterra ne sont pas valables pour le modèle de Gause.

**Simulation avec  $r = 0.5$ ,  $e = 0.1$ ,  $m = 0.2$ ,  $a = 0.2$**

Voici la trajectoire issue de  $(1, 0.2)$  :

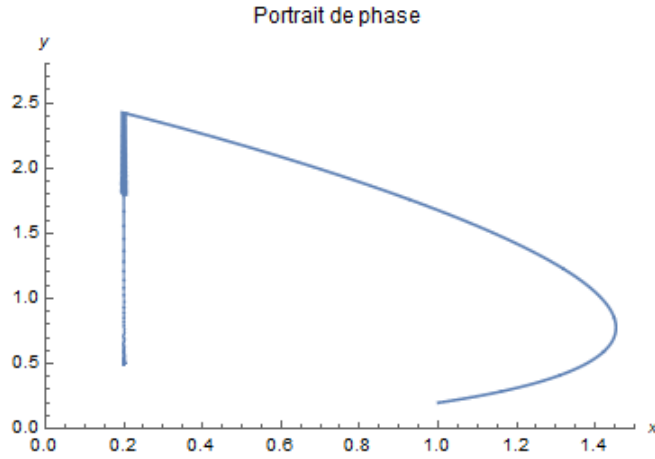


FIGURE 37 – Nous constatons une trajectoire convergente.

Nous constatons que grâce à l'ajout de cette fonction  $\mu$ , nous pouvons contrôler la valeur minimale atteinte par  $x$ . En effet, en ayant choisit  $\alpha = 0.2$ , cela implique que la variable  $x$  n'ira pas au-delà de l'axe  $x = 0.2$ . Ce modèle échappe donc au *problème atto-fox*. Par contre, les trajectoires ne sont pas forcément périodiques.

**Simulation avec  $r = 2$ ,  $e = 0.1$ ,  $m = 0.2$ ,  $a = 0.2$**

Voici à nouveau la trajectoire issue de  $(1, 0.2)$  :

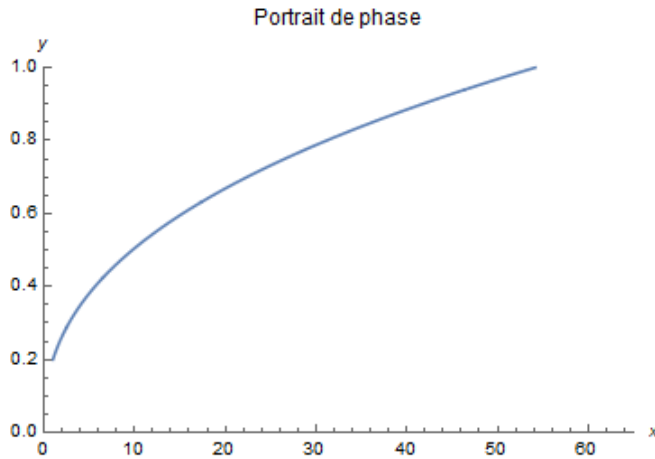


FIGURE 38 – Nous constatons une trajectoire divergente.

Nous constatons que même la bornitude des trajectoires n'est pas forcément satisfaite.

### Le modèle RMA avec l'effet refuge

Voici la forme itérative du modèle RMA construit à l'aide de la fonction  $\mu$  :

$$\begin{cases} x(t+dt) &= x(t) + dt \frac{1}{\varepsilon} (rx(t)(1-x(t)) - \mu(x(t))y(t)) \\ y(t+dt) &= y(t) + dt (\mu(x(t)) - \delta) y(t). \end{cases}$$

Reprenons des paramètres semblables à certaines simulations réalisées auparavant, et simulons avec cette nouvelle version du modèle RMA :

**Simulation avec :**  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$ ,  $\alpha = 0.2$

Voici la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$  :

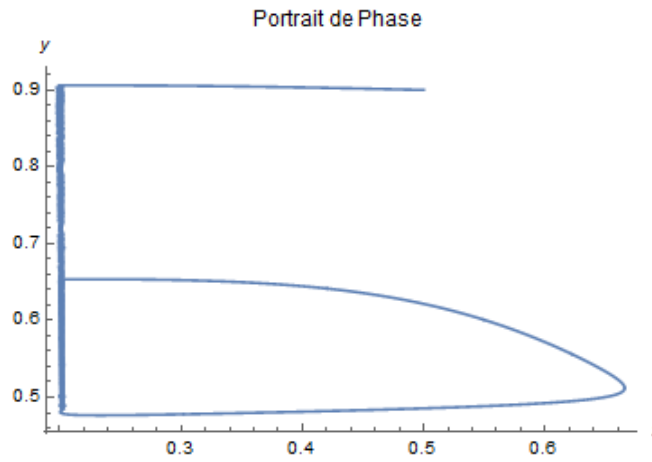


FIGURE 39 – Nous constatons que la trajectoire semble être stoppée, et ne plus pouvoir approcher l'axe  $x = 0$ .

Nous constatons également un épaississement du tracé de la trajectoire lorsqu'elle descend l'axe  $x = \alpha$ . Cela est dû au fait que lorsque la trajectoire atteint l'axe  $x = \alpha$ ,  $\frac{dx}{dt} > 0$ , ce qui implique que la trajectoire va se diriger vers la droite de façon quasi horizontale, car  $\varepsilon$  est supposé petit. Une fois à droite, elle se redirigera vers la gauche. Le tout en descendant, car la trajectoire se trouve à ce moment là à gauche de l'isocline des  $y$ .

**Remarque 6.3.2.** Notons que cet épaississement du tracé est également dû au manque de précision. En effet, plus  $dt$  est petit, plus le tracé est fin.

Un autre exemple :

**Simulation avec :**  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.04$ ,  $e = 0.2$ ,  $\delta = 0.66445$ ,  $\alpha = 0.02$

Voici la trajectoire issue de  $(1, 0.2)$  :

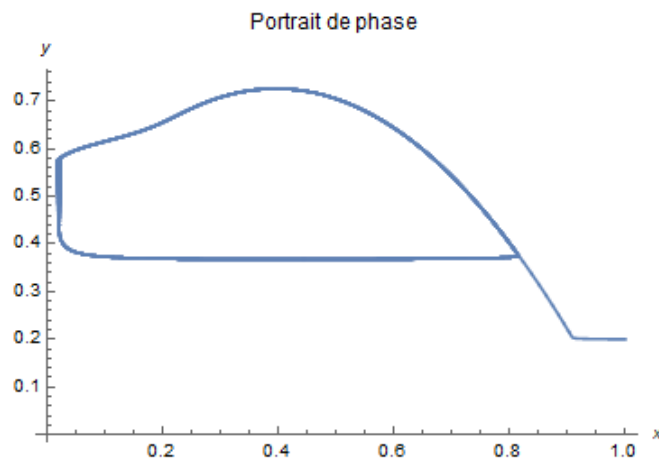


FIGURE 40 – La trajectoire semble ne pas pouvoir franchir l'axe  $x = 0.02$ .

## Bilan

Via ces simulations, nous constatons que lorsque nous voulons avoir une idée du comportement asymptotique des trajectoires issues d'une population qui devient immune un certain seuil  $\alpha$  atteint, simuler avec cette nouvelle version du modèle RMA semble être efficace. Par contre, il faudra à chaque fois simuler. En effet, ce modèle n'a pas été analysé finement comme nous l'avons fait au chapitre 2 pour le modèle classique RMA. Comme nous l'avons vu, pour certains paramètres, le modèle de Gause dispose de trajectoires divergentes. Il se pourrait qu'il en soit de même pour cette nouvelle version du modèle RMA. Tant qu'une analyse minutieuse n'a pas été faite, le prix à payer pour écarter le *problème atto-fox* de cette nouvelle version du modèle RMA est donc sa compréhension en terme de convergence de trajectoires.

## 7 Conclusion

Le modèle RMA a finement été analysé. Nous avons montré qu'il était persistant, et que cette persistance pouvait engendrer des problèmes d'interprétation.

Selon le type de population, nous avons proposé de considérer :

- le seuil d'extinction,
- des petites perturbations aléatoires,
- l'immigration,
- l'effet refuge,

afin de remédier au *problème atto-fox*.

Notons que les deux premières considérations visent à annuler les densités qui s'approchent près de 0, alors que les deux autres ont pour but de les maintenir éloignées de 0.

Nous avons également vu que les trajectoires peuvent être très sensibles à la variation des paramètres, et que cette sensibilité peut provoquer des extinctions inattendues lorsque les perturbations aléatoires ne sont pas prises en compte.

Nous concluons donc de cette étude que les modèles continus déterministes ne sont pas toujours fiables lorsqu'il s'agit de bien représenter la réalité, mais que certaines considérations peuvent être prises en compte afin de donner plus de sens aux modèles.

## 8 Bibliographie

Dans ce qui suit, vous trouverez les références utilisées pour la réalisation du document. Notons que les différents livres, articles et sites internet n'ont pas forcément été entièrement lus. Je me suis contenté d'en extraire les informations que j'ai jugé importantes pour la réalisation de l'étude.

### Références

- [1] Campillo, F., & Lobry, C. (2012). Effect of population size in a predator-prey model. *Ecological Modelling*, 246, 1-10.
- [2] Campillo, F., & Lobry, C. (2013, mars). Effet de la migration dans la relation ressource-consommateur du point de vue de "l'atto-fox problem". [Rapport de recherche]. <https://hal.inria.fr/hal-00800370>
- [3] Hofbauer, J., & Sigmund, K. (1998). *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge : Cambridge University Press.  
doi : 10.1017/CBO9781139173179
- [4] Lobry, C. (2018). *La relation ressource-consommateur : modélisation mathématique*. (illustrée). London, UK : ISTE Group.
- [5] Lobry, C., & Sari T. (2009, Juillet). La modélisation de la persistance en écologie. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00408165>
- [6] Lobry, C., & Sari, T. (2015). Migrations in the Rosenzweig-MacArthur model and the "atto-fox" problem. *Revue Africaine de la Recherche en Informatique et Mathématiques Appliquées*, 20, 95-125.
- [7] Smith, H. L. The Rosenzweig-MacArthur predator-prey model. <https://math.la.asu.edu/~halsmith/Rosenzweig.pdf>

## 9 Annexe

Voici les compléments concernant le bruit démographique, et la relation "Entrée-Sortie" :

### 9.1 Le processus de naissance et de mort

Afin de construire le modèle RMA bruité, nous allons procéder par étapes.

#### Dynamique de $x$

Considérons un temps  $t$ , et une petite durée de temps  $dt$ . Entre les temps  $t$  et  $t + dt$ , des naissances et des morts au sein des proies ont lieu. Notons que ces naissances et ces morts représentent des événements. Via le *processus de naissance et de mort*, nous obtenons que le nombre d'événements entre les temps  $t$  et  $t + dt$  vaut approximativement :

$$\widehat{N} = dt \frac{\omega}{\varepsilon} \left( rx(t)(1 - x(t)) + \frac{x(t)}{e + x(t)} y(t) \right).$$

$\forall i \in [1, \widehat{N}]$ , nous considérons la variable aléatoire  $X_i$  définie de la façon suivante :

- $X_i = 1 \Leftrightarrow$  l'évènement  $i$  représente une mort,
- $X_i = 0 \Leftrightarrow$  l'évènement  $i$  représente une naissance.

Via le *processus de naissance et de mort*<sup>26</sup>, nous obtenons les résultats suivants :

$$\begin{aligned} \circ \mathbb{P}(X_i = 1) &\cong \frac{\frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}{rx(t)(1 - x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}, \\ \circ \mathbb{P}(X_i = 0) &\cong \frac{rx(t)(1 - x(t))}{rx(t)(1 - x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}. \end{aligned}$$

Nous avons également que :

- $\sum_{i=1}^{\widehat{N}} X_i$  représente approximativement le nombre de morts,
- $\widehat{N} - \sum_{i=1}^{\widehat{N}} X_i$  représente approximativement le nombre de naissances.

La différence d'individus entre les temps  $t$  et  $t + dt$  est égale au nombre de naissances moins le nombre de morts entre les temps  $t$  et  $t + dt$ , c-à-d :

$$\omega x(t + dt) - \omega x(t) \cong \widehat{N} - 2 \sum_{i=1}^{\widehat{N}} X_i.$$

En divisant le résultat ci-dessus par  $\omega$ , et en utilisant le *théorème central limite*<sup>27</sup>, nous obtenons :

$$x(t + dt) - x(t) \cong \frac{1}{\omega} \left( \widehat{N} - 2 \left( \mathbb{E} \left[ \sum_{i=1}^{\widehat{N}} X_i \right] + \frac{\sigma(\sum_{i=1}^{\widehat{N}} X_i)}{\sqrt{dt}} W_t \right) \right),$$

où  $W_t$  est une variable Gaussienne de moyenne 0 et d'écart type 1.

<sup>26</sup>. source : [1]

<sup>27</sup>. Wikipedia contributors. Théorème de la théorie des probabilités. [https://fr.wikipedia.org/wiki/Théorème\\_central\\_limite](https://fr.wikipedia.org/wiki/Théorème_central_limite)

Après calculs, nous avons :

$$\begin{aligned} \circ \mathbb{E}[\sum_{i=1}^{\hat{N}} X_i] &= dt \frac{\omega}{\varepsilon} \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t), \\ \circ \sigma(\sum_{i=1}^{\hat{N}} X_i) &= \sqrt{dt \frac{\omega}{\varepsilon} \frac{rx(t)(1-x(t)) \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}{rx(t)(1-x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}}. \end{aligned}$$

Finalement, en substituant, nous obtenons que  $x(t+dt) - x(t)$  vaut approximativement :

$$dt \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(t)(1-x(t)) - \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t) \right) - \sqrt{dt \frac{4}{\omega \varepsilon} \frac{rx(t)(1-x(t)) \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}{rx(t)(1-x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}} W_t.$$

### Dynamique de $y$

Via le processus de naissance et de mort :

$$y(t+dt) - y(t) = -dt\delta y(t) + \varepsilon \times \nu_t,$$

où  $\nu_t$  représente la densité de captures par les prédateurs entre les temps  $t$  et  $t+dt$ . La densité de captures correspond avec le nombre de proies mortes divisé par  $\omega$  entre les temps  $t$  et  $t+dt$ .

On obtient alors :

$$y(t+dt) - y(t) = -dt\delta y(t) + \frac{\varepsilon}{\omega} \sum_{i=1}^{\hat{N}} X_i.$$

Puis, via le *théorème central limite*, nous obtenons que  $y(t+dt) - y(t)$  vaut approximativement :

$$dt \left( \frac{x(t)}{e+x(t)} - \delta \right) y(t) + \sqrt{dt \frac{\varepsilon}{\omega} \frac{rx(t)(1-x(t)) \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}{rx(t)(1-x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}} W_t.$$

### Résultat final

Posons :

$$\begin{aligned} \circ \varphi(x, y) &= - \sqrt{\frac{4}{\varepsilon} \frac{rx(t)(1-x(t)) \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}{rx(t)(1-x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}}, \\ \circ \psi(x, y) &= \sqrt{\varepsilon \frac{rx(t)(1-x(t)) \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}{rx(t)(1-x(t)) + \frac{x(t)}{e+x(t)} y(t)}}. \end{aligned}$$

D'après le livre de Claude Lobry [4], p. 146, comme nous nous intéressons aux ordres de grandeurs loin de 0, nous pouvons remplacer  $\varphi$  et  $\psi$  par 1. En ce qui concerne les valeurs proches de 0, nous considérons le seuil d'extinction.



D'où le modèle suivant :

$$\begin{cases} x(t+dt) = x(t) + dt \frac{1}{\varepsilon} \left( rx(t)(1-x(t)) - \frac{x(t)}{e+x(t)}y(t) \right) + \frac{1}{\sqrt{\omega}} W_t \sqrt{dt} & \text{si } \omega x(t) > 1000, \\ x(t+dt) = 0 & \text{sinon,} \\ y(t+dt) = y(t) + dt \left( \frac{x(t)}{e+x(t)} - \delta \right) y(t) + \frac{1}{\sqrt{\omega}} W_t \sqrt{dt} & \text{si } \omega y(t) > 1000, \\ y(t+dt) = 0 & \text{sinon,} \end{cases}$$

où  $W_t$  est une variable Gaussienne de moyenne 0 et d'écart type 1.

**Remarque 9.1.1.** Notons que pour obtenir le modèle ci-dessus, nous nous sommes contentés d'extraire les résultats du processus de naissance et de mort. Notons également que cette section a été réalisée en se basant sur la source [1].

## 9.2 Un estimateur de la valeur minimale atteinte par $x$

Reprenons le modèle introduit à la section 6.2 :

$$\begin{cases} \frac{d\xi}{dt} = r \left( 1 - \exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right) \right) - \frac{y}{e + \exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)}, \\ \frac{dy}{dt} = \left( \frac{\exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)}{e + \exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)} - \delta \right) y. \end{cases}$$

Lorsque  $x_0$  est petit, comme  $\varepsilon \ll 1$ ,  $\xi$  est à valeurs dans  $] -\infty, 0 ]$  et  $\frac{\xi}{\varepsilon}$  a tendance à prendre des valeurs très grandes (négativement), ce qui implique que  $\exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)$  prend des valeurs très petites. On peut donc négliger  $\exp\left(\frac{\xi}{\varepsilon}\right)$  et considérer le système approché suivant :

$$\begin{cases} \frac{d\xi^*}{dt} = r - \frac{y^*}{e}, \\ \frac{dy^*}{dt} = -\delta y^*, \end{cases}$$

Soit  $(x_0, y_0) \in ]0, 1] \times \mathbb{R}_+^*$ .

Via le changement de variable, on obtient :

$$\xi_0 = \varepsilon \ln(x_0).$$

Considérons :

$$\varphi : \mathbb{R} \rightarrow ]-\infty, 0] \times \mathbb{R}_+^* : t \mapsto \begin{pmatrix} \xi^*(t) \\ y^*(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \xi_0 + \int_0^t \left( r - \frac{1}{e} y_0 \exp(-\delta s) \right) ds \\ y_0 \exp(-\delta t) \end{pmatrix}.$$

$\varphi$  est une solution du système approché de condition initiale  $(\xi_0, y_0)$ .

Intéressons nous à  $\xi^*$ .

On a :

$$\frac{d\xi^*}{dt}(t^*) = 0 \Leftrightarrow t^* = \frac{1}{\delta} \ln\left(\frac{y_0}{re}\right),$$

et :

$$\frac{d^2\xi^*}{dt^2}(t^*) > 0.$$

Comme :

$$\xi^*(t) = \xi_0 + tr + \frac{1}{e\delta} y_0 \exp(-\delta t) - \frac{y_0}{e\delta},$$

on a :

$$\xi^*(t^*) = \xi_0 + \frac{r}{\delta} \left( \ln\left(\frac{y_0}{re}\right) + 1 \right) - \frac{y_0}{\delta e}.$$

Finalement :

$$x_{min} = x(t^*) \approx \exp\left(\frac{\xi^*(t^*)}{\varepsilon}\right) = \exp\left(\frac{\varepsilon \ln(x_0) + \frac{r}{\delta} \left(\ln\left(\frac{y_0}{re}\right) + 1\right) - \frac{y_0}{\delta e}}{\varepsilon}\right).$$

Grâce au système approché, nous avons pu construire un estimateur du premier minimum local atteint par la variable  $x$  du modèle RMA.

Si nous reprenons l'exemple avec  $r = 2$ ,  $\varepsilon = 0.0075$ ,  $e = 0.1$ ,  $\delta = 0.7$ , pour la trajectoire issue de  $(0.5, 0.9)$ , nous avons vu que le premier minimum local atteint par  $x$  valait  $5.18 \times 10^{-36}$ . En utilisant la formule d'approximation, nous obtenons la valeur :  $4.756 \times 10^{-34}$ .

Si nous reprenons les mêmes paramètres, et considérons cette fois-ci la trajectoire issue de  $(0.001, 0.9)$ , le premier minimum local atteint par  $x$  vaut :  $1.036 \times 10^{-37}$ . L'approximateur nous renvoie la valeur :  $9.514 \times 10^{-37}$ .

Nous constatons que plus  $x_0$  est petit, plus l'approximation semble être bonne.

En reprenant les mêmes paramètres considérons à présent la trajectoire issue de  $(0.5, 0.5)$ , le premier minimum local atteint par  $x$  vaut :  $8.726 \times 10^{-20}$ , et la valeur approchée vaut :  $1.1 \times 10^{-10}$ . En ce qui concerne la trajectoire issue de  $(0.001, 0.5)$  le premier minimum local vaut :  $1.647 \times 10^{-13}$ , et son approximation :  $2.2 \times 10^{-13}$ .

Nous constatons que plus  $y_0$  est petit, plus le premier minimum local atteint par  $x$  est grand. De plus, il semblerait que lorsque  $x_0$  n'est pas suffisant petit l'approximation peut être mauvaise.

**Remarque 9.2.1.** *La construction de cet estimateur est basée sur les résultats de la source [4], p. 126, concernant la relation "Entrée-Sortie".*